N° 11

ÉTUDE ANATOMIQUE

DU GENRE

EUPHORBIA L.

THÈSE

Présentée et publiquement soutenue à l'École Supérieure de Pharmacie de Montpellier

Le 30 Juillet 1898

PAR

Louis GAUCHER

LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES
LICENCIÉ ÈS-SCIENCES PHYSIQUES
CHEF DES TRAVAUX D'HISTOIRE NATURELLE ET DE MICROGRAPHIE APPLIQUÉE
A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE MONTPELLIER
MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE FRANCE

Pour obtenir le diplôme de Pharmacien supérieur

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

MONTPELLIER
G. FIRMIN ET MONTANE, IMPRIMEURS DE L'UNIVERSITÉ
Ancien Hôtel de la Faculté des Sciences

M DCCC XCVIII

Ecole Supérieure de Pharmacie de Montpellier

Professeurs

MM.

F. JEANJEAN (✻ I. P. ✪), directeur.	Chimie analytique et Toxicologie.
L. COURCHET (I. P. ✪)	Histoire naturelle des médicaments Botanique
G. MASSOL (I. P. ✪)	*Physique.*
F. GAY (I. P. ✪)	*Pharmacie.*
C. ASTRE (A. ✪)	*Chimie générale.*

Cours complémentaires et auxiliaires

MM.

IMBERT, chargé du cours.	*Chimie minérale.*
JADIN, chargé du cours	*Minéralogie et Hydrologie*
PLANCHON, chargé du cours. . .	*Matière médicale.*
PLANCHON, agrégé	*Organographie.*
JADIN, agrégé	*Pharmacie galénique.*

Agrégés

MM. PLANCHON (A. ✪).
JADIN (A. ✪).
IMBERT (A. ✪), chargé des fonctions.

Secrétaire H. GOT (I. P. ✪).
Secrétaire honoraire : F.-J. BLAISE (I. P. ✪).

NOTA. — L'École de Pharmacie n'accepte la responsabilité d'aucune des opinions émises par les Candidats, dans les Thèses ou Synthèses qui lui sont présentées.

A MON MAITRE

Monsieur LUCIEN COURCHET

Hommage affectueux et reconnaissant.

LOUIS GAUCHER.

AVANT-PROPOS

Avant de commencer ce travail, je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé à le mener à bien.

Un certain nombre de plantes étudiées dans ce mémoire sont indigènes. Il m'a été facile de me les procurer. Mais, pour compléter les matériaux dont j'avais besoin, j'ai dû puiser à d'autres sources, recourir à l'obligeance de bien des correspondants dont le concours ne m'a jamais fait défaut. Je le constate avec plaisir.

Le R. P. Dekindt, des Missions portugaises de Huilla (côte occidentale d'Afrique) m'a procuré la riche collection d'Euphorbiacées de cette région, parmi lesquelles se trouvent de nombreux Euphorbia.

M. O. Drude, de Dresde, a bien voulu sacrifier, à mon intention, un des arbres du Jardin botanique qu'il dirige avec tant de compétence, sacrifice d'autant plus méritoire que cet arbre était le seul exemplaire en sa possession,

MM. Pax, de Breslau; C.-B. Clarke, de Kiew, se sont chargés, avec beaucoup d'amabilité, de la détermination d'un certain nombre d'espèces et ont reconnu, parmi toutes celles que je leur ai communiquées, beaucoup d'espèces nouvelles.

Que tous ici reçoivent mes remercîments.

J'ai emprunté pas mal aussi à l'herbier de l'Institut botanique et aux serres du Jardin des Plantes de Montpellier.

Je sais beaucoup de gré à M. Granel, directeur du Jardin, d'avoir mis à ma disposition les collections vivantes dont il a la garde ; à M. Daveau, conservateur de l'Herbier, de m'avoir fourni, dans bien des circonstances, des indications fort utiles.

En terminant, j'adresse mes remercîments les plus vifs à M. Courchet, auprès de qui j'ai toujours trouvé les conseils d'un excellent maître et d'un ami dévoué. Depuis que j'ai le plaisir de travailler à ses côtés, il n'a cessé de me témoigner toute sa bienveillance et de m'aider de ses encouragements. Aussi suis-je heureux de pouvoir lui en témoigner ici toute mon affectueuse gratitude.

Je prie également M. Ch. Flahault, qui ne m'a jamais ménagé ses savants avis chaque fois que j'ai eu recours à lui, d'accepter l'expression de ma profonde reconnaissance.

INTRODUCTION

Les travaux d'anatomie comparée ont, dans ces dernières années, enrichi la systématique d'un nombre considérable de données qui sont venues s'ajouter à celles sur lesquelles les anciens botanistes s'étaient, tout d'abord, basés pour établir le groupement des plantes.

Les caractères servant de termes de comparaison étant plus nombreux et, par suite, les affinités plus apparentes, la classification a pu être reprise pour beaucoup de familles qui ont constitué désormais de véritables groupes naturels.

Mais il se dégage, de cette nouvelle méthode de classification, ce fait très important, que les caractères anatomiques doivent être joints à ceux tirés de la morphologie externe, sans pouvoir les suppléer. Les uns et les autres ont la même valeur, et désormais les parentés ne pourront être bien établies, dans une famille, que si elles reposent sur l'ensemble des caractères fournis, et par la Morphologie, et par l'Anatomie.

Si l'étude anatomique d'un groupe considéré présente un intérêt indiscutable, cet intérêt s'accroît évidemment quand ce groupe est polymorphe, quand ses représentants sont disséminés sur les diverses parties du globe, quand ils croissent dans les milieux les plus différents et s'adaptent aux conditions les plus variables.

Deux questions, en effet, se posent alors :

Rechercher, parmi tous les caractères anatomiques du groupe, ceux qui relient entre eux ses divers représentants ;

Séparer de ces caractères, ceux qui sont purement adaptationnels et ne se rencontrent que chez quelques formes seulement.

A ce titre, la grande famille des Euphorbiacées est une de celles qui se placent au premier rang. Il en est bien peu, je crois, parmi les Dicotylédones, où toutes ces conditions se trouvent si bien réunies. Aussi a-t-elle tout d'abord attiré mon attention et me suis-je proposé d'en étudier l'anatomie comparée.

Ce sont mes premières recherches, dans cette voie, que je consigne ici. Elles ont trait au genre *Euphorbia*.

Ce genre possède de nombreux représentants, puisqu'à lui seul il ne renferme pas moins de 700 espèces. De plus, il a l'avantage de réaliser parfaitement toutes les conditions de polymorphisme et d'ubiquité que présente la famille entière.

L'*Euphorbia palustris*, type aquatique, y coudoie les Euphorbes cactiformes, essentiellement xérophiles, et si l'on rencontre dans ce même groupe des arbres tels que l'*Euphorbia piscatoria*, on y trouve aussi d'humbles et modestes herbes, comme l'*Euphorbia Peplis*.

Cependant, par son mode tout spécial d'inflorescence, ce genre constitue un ensemble absolument homogène. La fleur, il est vrai, est peu susceptible de s'adapter aux conditions extérieures. En raison même de sa fonction, elle réagit difficilement vis-à-vis du milieu et peut, ainsi que le fait a été constaté bien des fois, conserver toute son autonomie dans une série de types dont les organes végétatifs ont, au contraire, subi des modifications notables.

Il y avait lieu, par conséquent, de rechercher, en outre, si on ne pourrait pas trouver, parmi les Euphorbes et leurs formes si disparates, un faisceau de caractères anatomiques

attestant la parenté étroite de tous ces membres ; si, en un mot, il y avait unité anatomique comme il y a unité florale.

En étudiant les Euphorbes, je me suis donc proposé : de tirer de cette étude les caractères anatomiques généraux du genre ; de distinguer de ceux-ci les caractères résultant seulement de l'adaptation ; de m'assurer, en même temps, si la structure anatomique est aussi constante que l'organisation florale.

Des caractères anatomiques. — Il s'agit donc, ici, de deux ordres de caractères bien distincts au premier abord : les caractères du genre, qui sont des caractères taxinomiques, et les caractères d'adaptation.

Avant toute chose, il est nécessaire de voir dans quelles limites ces deux sortes de caractères peuvent être distinguées.

Les plantes possèdent certains caractères profonds, se transmettant, par hérédité, à toute une série de descendants. Ce sont ceux-là que Vesque appelle caractères « phylétiques », et qui, selon lui, doivent être nettement séparés des caractères « épharmoniques », tout à fait indépendants de la parenté, et ne provenant que de l'adaptation pure des organes végétatifs au milieu ambiant.

Mais l'opinion de plusieurs botanistes est contraire à cette manière de voir. Tous les tissus, en effet, peuvent, à des degrés divers, s'adapter aux conditions extérieures, et l'on sait que la facilité avec laquelle un organe s'adapte est proportionnelle, au point de vue végétatif, à l'importance physiologique de cet organe.

Dès lors, tout caractère phylétique peut être troublé, à un moment donné, par des différenciations de nature épharmonique, et, inversement, ce qui n'est qu'épharmonique, dans certains cas, peut devenir, par hérédité, caractère phylétique.

Si, par exemple, on considère comme un caractère de filia-

tion la présence de sclérenchyme dans telle ou telle région d'une tige, parce que ce caractère paraît commun à tous les représentants d'un même groupe, il pourra, néanmoins, se faire que ce caractère manque, chez quelques formes placées dans des conditions toutes spéciales.

D'autre part, qu'une plante, dont la tige se fait remarquer par un parenchyme serré, vienne à se développer dans un sol très humide, cette tige ne tardera pas à former du parenchyme lacuneux et, si ces conditions d'humidité persistent suffisamment, ce caractère s'imprimera si profondément, qu'on pourrait le retrouver au moins chez un certain nombre de descendants, et alors même que les conditions qui l'ont provoqué n'existeraient plus. Ce sont là des faits qu'il ne nous est pas donné de vérifier, mais que la théorie de la descendance nous autorise cependant à admettre.

La démarcation entre les caractères de filiation pure et ceux qui résultent de l'adaptation, n'est donc rien moins que précise, et les véritables caractères taxinomiques d'un groupe, qui ne sont, en somme, que des caractères de filiation, ne sont pas aussi généraux qu'on pourrait le croire tout d'abord.

Beaucoup de recherches viennent confirmer cette thèse. Dans son étude de la *Tige des Composées*, pour ne citer que ce mémoire, M. Vuillemin, après avoir indiqué de nombreuses exceptions relatives à des caractères de classification qu'il place cependant en première ligne, en arrive à cette conclusion : « qu'il n'y a pas, dans toute cette vaste famille, un seul caractère absolument constant » (1).

Il n'en est pas moins vrai, cependant, et c'est là aussi un fait d'expérience, qu'il est des caractères profonds et communs, sinon à tous, du moins à la plupart des membres d'un

(1) P. Vuillemin, *De la valeur des caractères anatomiques, au point de vue de la classification. Tige des Composées*, p. 240.

groupe considéré, et que ces caractères sont moins sujets que d'autres à des variations.

Ces caractères « habituels » seront donc les vrais caractères taxinomiques, ceux sur lesquels on s'appuiera de préférence dans la classification. Seront mis à part, au contraire, les caractères « accidentels » ou épharmoniques, qu'on rencontre seulement chez les formes isolées, ou dans un petit nombre d'espèces vivant au milieu de conditions particulières.

Historique. — Avant d'exposer le plan et la division de cette étude, il est bon d'indiquer que le groupe des Euphorbes a fait l'objet d'un grand nombre de recherches et de controverses.

Aux questions particulières de systématique et de morphologie qui s'y rattachent, comme celle touchant à la structure florale, viennent s'ajouter des questions d'un ordre plus général, celle des laticifères, par exemple. Les unes et les autres ont donné lieu à des publications nombreuses dont l'énumération serait inutile à cette place. J'aurai, du reste, l'occasion d'y revenir plus loin. Il me suffira, pour le moment, de rappeler ce qui a été écrit, sur ces végétaux, au point de vue anatomique.

A part quelques faits consignés dans divers traités, et que j'aurai aussi à préciser au cours de ce travail, il n'existe guère, à ce point de vue, qu'un Mémoire concernant les Euphorbes. Il est dû à M. Pax, de Breslau (1).

Dans ce mémoire qui embrasse toute la famille des Euphorbiacées, cet auteur établit une classification basée sur divers caractères anatomiques, en accordant, cependant, la prépondérance à ceux tirés de la nature des laticifères. Plus tard, reve-

(1) F. Pax, *Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum system derselben* (*Engler's Jahrb.*, 1884, IV *heft.*, pp. 384 et s., 2 pl.).

nant sur ce mode de classement, dans sa monographie des Euphorbiacées qui se publie dans l'ouvrage d'Engler et Prantl (1), il donne, au contraire, la préférence aux caractères tirés du développement des cotylédons, modifiant ainsi notablement son premier système.

Ses recherches, il est vrai, n'avaient, tout d'abord, porté que sur la tige, et ce seul moyen d'investigation paraît avoir été insuffisant pour pouvoir fournir les bases d'une classification exacte.

Plan et division du sujet. — Dans mon travail, j'ai cru devoir étudier tous les organes végétatifs, d'un grand nombre d'espèces. Ce mode de procéder m'a paru être le seul moyen de suppléer à l'inconstance des caractères taxinomiques, et de réunir ainsi des données suffisantes pour caractériser un groupe.

Je me suis donc attaché à examiner : dans la feuille, la conformation des épidermes ; notant, pour chaque espèce, la distribution des stomates, leur situation par rapport au niveau de la cuticule, leur forme, leur mode de développement, la présence ou l'absence de cellules annexes, la forme des cellules épidermiques, l'épaississement de la cuticule et des diverses parois des cellules épidermiques, la présence ou l'absence d'enduit cireux et de poils, la répartition du parenchyme en palissade et du parenchyme lacuneux, leurs rapports avec le mode de vie des plantes, la nature du contenu cellulaire, la constitution des nervures et de leurs gaînes de parenchyme, l'abondance de ces vaisseaux transformés en ampoules et aptes à devenir des réserves d'eau, de ces « réservoirs vasiformes », comme les a nommés Vesque. Pour la tige, elle aussi, j'ai vérifié la structure de l'épiderme.

---

(1) Engler et Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien.* 3 Teil., 5 Abteilung, pp. 1 et suiv.

Pour la tige et la racine, mon attention s'est portée sur la nature du parenchyme cortical, la présence et le développement du collenchyme, la nature et la répartition du sclérenchyme, la structure du liber, du bois, de la moelle, la présence de cristaux, le contenu cellulaire, le mode de développement des tissus; en un mot, tous ces détails anatomiques sur lesquels DE CANDOLLE (1) a, un des premiers, appelé l'attention, quand il a dit : « qu'ils sont des faits, comme d'autres, et qu'il n'y a pas de raison pour les négliger », faits dont l'importance a été si heureusement et si judicieusement mise en lumière, dans une série de travaux remarquables, par DUVAL-JOUVE (2), VESQUE (3), VAN TIEGHEM (4), RADLKOFER (5), VUILLEMIN (6), RICHTER (7).

Chaque fois que cela m'a été possible, j'ai étudié divers types d'une même espèce, croissant dans des régions ou des milieux différents, de façon à en comparer les caractères anatomiques. J'ai tâché de découvrir dans ces caractères l'empreinte des conditions extérieures, et d'établir leur valeur sys-

---

(1) DE CANDOLLE, *La Phytographie,* 1880, p. 232.

(2) DUVAL-JOUVE, *Des comparaisons histotaxiques et de leur importance dans l'étude critique des espèces végétales.*

(3) VESQUE, *Anatomie des tissus appliquée à la classification.* (Nouv. Arch. du Muséum, 2me série, t. IV, 1881, pp. 1 et suiv.).
Contribution à l'anatomie systématique. Id., 6e série, t. XV, p. 105.
L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. (Ann. Sc. nat., 6me série, t. XIII).

(4) VAN TIEGHEM, Divers mémoires d'anatomie comparée.

(5) RADLKOFER, *Ueber die methoden in der botan. systematik, insbesondere die anatomische methode.* Sitzungsb. d. K. Akad. d. viss. Zu München, 1883, in-8° de 64 p.

(6) VUILLEMIN, *Loc. cit.*

(7) RICHTER, *Die botanische systematik and ihr Verhaltniss zur Anatomie and physiologie der Pflanzen,* in-8°, de 172 p. Vienne (G. P. Faesy), 1885.

tématique, d'après leur plus ou moins de constance, chez tous les individus d'un même type.

Tous les spécimens que j'ai eus en mains devaient être l'objet d'une détermination rigoureuse. Je me suis efforcé de ne pas négliger ce point essentiel.

Les espèces et les divers types étudiés dans ce mémoire sont énumérés dans la liste ci-dessous, ainsi que les localités ou stations où ces types ont été recueillis (1).

Euphorbia Peplis L. Plage de Sainte-Maxime (Var), de Palavas (Hérault). Herb. Monsp.

— *Cyparissias* L. Prairies de Saint-Martin-de-Londres, bords des routes, Montpellier.

— *Peplus* L. (2) Lieux cultivés, Montpellier, Sommières, Coïmbra (Portugal), Campolide (près Lisbonne), Palerme (Italie), Cerbère (Roussillon), Dor-oud-delimi (Maroc), Chibia (côte occid. d'Afrique). Herb. Monsp.

— *Characias* L. Lieux humides, coteaux arides, marais. Lattes, Montpellier.

— *segetalis* L. Bords du Lez, Montpellier ; cultures, Tarascon-sur-Rhône. Herb. Monsp.

— *pubescens* Desf. *α genuina*. Lieux incultes, Montpellier. Herb. Monsp.

---

(1) Pour la limitation des espèces j'ai suivi Boissier dans le *Prodr.* de De Candolle, t. XV, pp. 7 et suiv., ainsi que Grenier et Godron, *Flore de France*, t. III, pp. 74-98.

(2) Je confonds sous cette dénomination les *E. Peplus* L. *et peploides* Gouan, qui doivent être réunies en une seule espèce, ainsi que je l'ai déjà montré (*J. de Bot.*, t. XI, 1897, n° 13). Mes observations à ce sujet ont été, un peu plus tard, confirmées par celles de M. Chauveaud (*J. de Bot.*, XI, 1897, n° 21, p. 354).

Euphorbia pubescens Desf. β *subglabra*. Marais, prairies Lattes, aux env. de Montpellier ; fossés des fortifications, près Lisbonne.

— — γ *leucotricha*. Marais de Pise.

— — δ *crispata*. Bords de la mer.

— *flavicoma* D. C. Coteaux calcaires de Tarascon-sur-Rhône, de Castelnau, près Montpellier.

— *palustris* L. Marais. Hort. Monsp. Lieux humides. Lattes, près Montpellier.

— *jacquiniæflora* Hook. Hort. Monsp.

— *piscatoria* Ait. Hort. Dresde.

— *Chamæsyce* L. Lieux cultivés Montpellier.

— *Preslii* Guss. Hort. Monsp.

— *Gerardiana* Jacq. α *genuina*. Bords du canal de Craponne-Raphèle. Lieux humides des environs de Paris.

— — γ *minor*. Sommet du Ventoux.

— *Chamæbuxus* Bernard. Lieux secs. Basses-Pyrénées. Herb. Monsp.

— *heterophylla*. L. Hort. et Herb. Monsp.

— *Pithyusa* L. Sables maritimes. Marais. St-Raphaël (Var).

— *pinea* L. Rochers maritimes des côtes de la Méditerranée, Fréjus, le Trayas (Var). Calcaires de Castelnau, près Montpellier. Herb. Monsp.

— *Portlandica* L. Granits de l'île Berling (Portugal). Calcaires maritimes de l'Ile-et-Vilaine. H. Monsp.

— *Lathyris* L. Lieux humides, bords des marais, lieux incultes. Montpellier.

— *Broteri* Daveau. Hort. Monsp.

— *Myrsinites* L. Hort. Monsp.

— *Paralias* L. Sables de Palavas.

Euphorbia prostrata Ait. Hort. Monsp.
— *splendens* Bojer. Hort. Monsp.
— *helioscopia* L. Lieux cultivés, bords des routes, coteaux arides. Tarascon-sur-Rhône.
— *amygdaloides* L. *Sylvatica* Jacq. Montagnes de l'Esterel ; bois des environs de Montpellier.
— *exigua* L. Lieux humides, Montpellier.
— *serrata* L. Prairies, marais, bords des routes Montpellier.
— *esula* L. α *genuina*. Bords du Rhône, bords du Lez et de la Mosson, Montpellier. Herb. Monsp.
— *platyphylla* L. Cultures. Montpellier.
— *pilosa* L. Bords du Trappel. Carcassonne.
— *dulcis* L. Lieux humides. Menton.
— *angulata* Jacq. Prairies. Val d'Esquierry.
— *Ægyptiaca* L. Hort. Monsp.
— *dendroides* L. Hort. Monsp. Rochers maritimes, Nice.
— *nicæensis* All. Rochers maritimes ; lieux incultes, Antibes.
— *spongiosa* Ledeb. Hort. Monsp.
— *grandidens* Haw.
— *canariensis* L. Hort. Monsp. Alger.
— *cerulœscens* Harv. Hort. Monsp. Alger.
— *resinifera* Berg. Hort. Monsp. Alger.
— *officinarum* L. Hort. Monsp.
— *xylophylloides* Brongn. (1). Hort. Monsp.
— *atropurpurea*. Brouss. Hort. Monsp.
— *stapelioides* Boiss. Hort. Monsp.
— *racemosa* Drège. Huilla (côte occid. d'Afrique).

---

(1) Boissier ne place qu'avec doute cette espèce dans le g. *Euphorbia*. L'étude anatomique que j'en ai faite m'a montré que c'est bien une Euphorbe.

Espèces nouvelles

Euphorbia Monteiri Hook, *Marlothii* Pax. Gambos (côte occ. d'Afrique, 1.200m).

— *ciliolata* Pax. Huilla.

— *verticillata* Pax. Plaines sablonneuses de la rivière Nene (côte occ. d'Afrique).

— *Poggei* α *villosa* Pax. Huilla.

— *Tenella* Pax. Cultures, 1.700m. Huilla.

— *sarmentosa* Welw. et Pax. Bois de Jaü (côte occ. d'Afrique).

— *benguelensis* Pax. Terrains sablonneux. Tjivingiro (côte occ. d'Afrique).

— *iverulans* Pax. Sur les tertres de fourmis blanches. Huilla.

J'ai divisé mon travail en deux parties :

La première est un exposé des caractères morphologiques externes du genre *Euphorbia*.

J'ai tenu à rappeler ici ces caractères si constants, dans tout le genre — je veux parler surtout de ceux tirés de l'organisation florale — et à indiquer les principales opinions émises sur la valeur morphologique, tant de fois discutée, de la fleur des Euphorbes.

La seconde, à peu près entièrement personnelle, est la description des caractères anatomiques du genre, chaque organe étant pris à part. Pour chaque organe aussi, j'ai résumé les caractères taxinomiques ; je les ai groupés en caractères taxinomiques généraux et en caractères spécifiques, et j'ai distrait de ces caractères ceux qui m'ont paru nettement être le résultat de l'adaptation.

Je termine cette étude en résumant tous les résultats et en exposant les conclusions auxquelles je suis arrivé.

Le tableau suivant indiquera mieux encore le plan de ce travail :

PREMIÈRE PARTIE. — Morphologie.

CHAPITRE PREMIER. — Caractères morphologiques externes.

I. — *Organes végétatifs.*

II. — *Fleur des Euphorbes. Discussion sur sa valeur morphologique.*

CHAPITRE II. — Division du genre *Euphorbia.*

DEUXIÈME PARTIE. — Anatomie.

CHAPITRE PREMIER. — Tige.

I. — *Anatomie générale et développement de la tige.*

a) Structure primaire.

Origine de la structure primaire.

b) Structure secondaire.

II. — *Anatomie comparée.*

Résumé.

CHAPITRE II. — Racine.

I. — *Anatomie générale.*

a) Structure primaire.

b) Structure secondaire.

II. — *Anatomie comparée.*

Résumé.

CHAPITRE III. — Feuille.

Anatomie comparée.

Résumé.

Conclusions.

ÉTUDE ANATOMIQUE

DU GENRE

EUPHORBIA L.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

Les Euphorbiacées Juss. (*Gen.* 384) forment une des familles, que l'on range actuellement dans l'ordre des *Tricoccées* Pax (1). C'est une famille très homogène par son fruit presque toujours tricoque et formé de trois carpelles, mais excessivement polymorphe, au contraire, par l'appareil végétatif.

Elle comprend deux grandes sections : les *Sténolobées*, à cotylédons étroits et ne dépassant pas la largeur de la radicule, et les *Platylobées*, à cotylédons plusieurs fois plus larges que la radicule.

Les Euphorbes rentrent dans la tribu des *Euphorbiées* qui, elle-même, fait partie de la section des *Platylobées*.

---

(1) Pax, dans Engler et Pranlt : *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, III, Teil., 5 Abteilung, p. 1.

CHAPITRE PREMIER

Caractères morphologiques du genre *EUPHORBIA*

I. — Organes végétatifs. — Le G. *Euphorbia*, le plus important de la famille, en est aussi le plus polymorphe. Il est composé d'herbes annuelles couchées, ayant souvent l'aspect du *Polygonum aviculare* (*E. Peplis*, *Chamæsyce*), d'herbes vivaces dressées (*E. Characias*, *Myrsinites*) pouvant atteindre parfois plusieurs mètres de hauteur et croissant dans les régions tempérées ; tandis que les espèces des contrées sèches et chaudes sont développées en arbrisseaux ou en arbres (*E. dendroides*, *piscatoria*).

Dans les steppes et dans les régions désertiques des deux hémisphères, particulièrement en Afrique, les Euphorbia prennent un aspect cactiforme et se montrent, tantôt avec un port de candélabre comme certaines espèces de *Cereus* (Cactacées) (*E. grandidens* ou *candelabrum*), tantôt comme un corps globuleux ou ellipsoïde dépourvu de feuilles (*E. echinus*).

Les feuilles, réduites à des écailles ou à de petites languettes, dans les plantes grasses, sont, ou alternes ou opposées, symétriques ou asymétriques, sans stipules ou munies de stipules latérales, ces stipules étant elles-mêmes membraneuses ou glanduleuses, ou parfois même transformées en épines.

Dans tous les organes circule un suc blanc ou *latex*, contenu

dans des tubes indéfiniment rameux ou *laticifères*, qui ne s'anastomosent jamais entre eux.

II. Fleur. — Diverses opinions ont été émises relativement à l'organe floral des Euphorbiées. C'est une fleur hermaphrodite pour les uns, une inflorescence pour les autres.

Tournefort (1), Linné (2), Adanson (3), B. Mirbel (4), Payer (5), Baillon (6), Hieronymus (7), furent les plus ardents défenseurs de la première théorie. Si elle était exacte, toutes les autres Euphorbiacées ayant des fleurs unisexuées, l'hermaphroditisme des Euphorbiées en ferait le groupe le plus évolué de la famille.

Au contraire, pour A. L. de Jussieu (8), Lamarck (9), Rob. Brown (10), Rœper (11), Wydler (12), Boissier (13),

---

(1) Tournefort, *Eléments de Botanique*, t. I, p. 73 ; t. II, pl. 18.
(2) Linné, *Genera plantarum*, p. 243.
(3) Adanson, *Fam. des plantes*, t. II, p. 355.
(4) B. Mirbel, *Eléments de Botanique*, 1815, p. 254.
(5) Payer, *Traité d'Organogénie comparée de la fleur.*
(6) Baillon, *Etude générale du groupe des Euphorbiacées*, Thèse Paris, 1858, in-8°, pp. 4, 46, 280 ; *Histoire des plantes*, t. V, pp. 105-109 ; pp. 177-178.
(7) Hieronymus, *Bot. Zeit.* 1872, n° 11-13.
(8) A.-L. de Jussieu, *Gener.*, p. 386.
(9) Lamarck, *Encyclopédie méthodique*, vol. II, p. 413.
(10) Rob. Brown, *Gen. Rem.*, p. 556 ; *Misc. Works* (éd. Benn.), t. I, p. 28.
(11) Rœper, *Enumeratio Euphorbiarum*, Göttingen.
(12) Wydler, in *Linnæa*, XVII, p. 409 ; in *Flora*, p. 452 (1845) et p. 289 (1851) ; in *Berner Mitth*, pp. 553-554 ; in *Pringsheim's Jahrb.*, vol. XI, Heft 3.
(13) Boissier, *Loc. cit.*

J.-E. Planchon (1), Warming (2), Müller (3), M. Van Tieghem (4), M. Flahault (5), c'est une inflorescence dans laquelle il y a toujours au moins une fleur femelle et plusieurs fleurs mâles, le tout entouré ou non d'un involucre. S'il en est ainsi, les Euphorbiées sont les plus dégradées de la famille ; car, dans cette hypothèse, comme on va le voir, la fleur serait réduite à son état le plus simple.

Cette dernière manière de voir est aujourd'hui définitivement admise et cette inflorescence a reçu le nom de *cyathium*.

Le cyathium est une cyme dont l'axe principal est terminé par une fleur femelle, entourée d'un nombre variable de fleurs mâles. Autour de cette inflorescence, quatre ou cinq feuilles concrescentes sont disposées dans le bourgeon en préfloraison quinconciale et forment un involucre (*fig.* 1-5).

Dans leurs intervalles se développent des glandes ovales, charnues, bicornes ou laciniées, qui ont la valeur de stipules soudées. Elles sont tantôt en même nombre que les pièces de l'involucre, tantôt en nombre moindre, l'une d'elles, l'antérieure, manquant assez souvent.

Chez les *Anthostema*, l'enveloppe du cyathium est souvent

---

(1) J.-E. Planchon, *La vraie nature de la fleur des Euphorbes expliquée par un nouveau genre d'Euphorbiacées* (Calycopeplus). *Bull. Soc. Bot.*, t. VIII, p. 29.

(2) Warming, in *Flora*, p. 25 ; *Er. Koppen hos Vortemaelken. Dissertation*, Copenhague. Résumé français dans *Adansonia* de Baillon, 1871, t. X, p. 197 ; *Forgenings forhold hos Fanerogamerne*, p. 106 ; *Ueber pollenbildende Phyllome unde Caulome in Hanstein's botan.* Abhandl. II, Bd.

(3) Muller d'Arg., *In Flora*, p. 65, 1872.

(4) Van Tieghem, *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*, pp. 60, 190, pl. XIII, fig. 449-450. *Traité de Botanique*, 2e éd., pp. 1608-1612.

(5) Flahault, Cours de Botanique. *Morphologie florale*, 1896.

Fig. 1
Euphorbia Lathyris

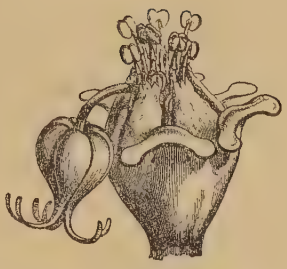


Fig. 2
Cyathium.

Fig. 3
Cyathium dépourvu de l'involucre.

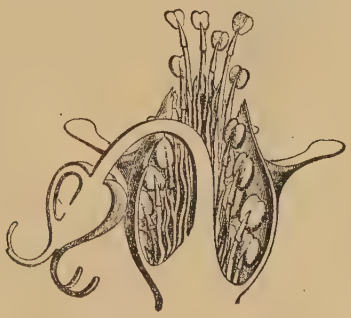


Fig. 4
Cyathium. Section longitudinale.

Fig. 5
Cyathium. Diagramme.

ouverte du côté antérieur et la fleur femelle est par suite déjetée sur le bord postérieur. Chez les *Euphorbia, Calycopeplus* et *Synadenium*, l'involucre forme à l'inflorescence une sorte de coupe. Dans ces deux premiers genres les glandes demeurent isolées, tandis que chez les *Synadenium*, elles se fusionnent en un bourrelet clos, ou en un godet aplati. Chez certains *Euphorbia*, les glandes peuvent se développer beaucoup, devenir pétaloïdes, fortement colorées et bien plus apparentes que les pièces de l'involucre.

Fig. 6
Anthostema senegalense
Cyathium.

Fig. 7
Cyathium dépourvu de l'involucre et des faisceaux antérieurs de fleurs mâles.

Dans l'involucre épaissi des *Anthostema* (*fig.* 6) se trouvent des étamines réunies en faisceaux, dans chacun desquels les plus petites sont vers l'extérieur. Le filet de chaque étamine est articulé et muni au-dessus de l'articulation d'une petite coupe verte qui est un vrai calice. A sa base se trouve une bractée (*fig.* 7). Au centre du réceptacle est un ovaire inclus dans une urne verte surmontée de petites dents.

On ne peut évidemment émettre aucun doute sur la valeur morphologique d'un pareil ensemble. Les étamines sont des fleurs monandres pourvues d'un calice et d'un pédoncule né à l'aisselle d'une bractée. Elles sont groupées en plusieurs cymes entourant une fleur femelle sessile ou presque sessile, munie

aussi de son calice gamosépale. Or, l'inflorescence des Euphorbes diffère fort peu de celle-ci. Il ne se développe jamais de calice sur les fleurs mâles ; il s'en forme un rudimentaire, çà et là, chez la fleur femelle, qui est portée à l'extrémité d'un long pédoncule, et ce pédoncule se recourbe en dehors à partir d'un certain âge. Mais les étamines sont toujours articulées. Elles forment cinq cymes insérées suivant une ligne qui répond au milieu de chaque bractée de l'involucre. Dans chaque cyme, elles sont disposées d'après le mode héliçoïde. Leurs anthères sont biloculaires, déhiscentes par deux fentes longitudinales, latérales ou plus ou moins extrorses. Le pollen est, d'après H. Mohl (1) ovoïde, à trois plis ; dans l'eau, il forme une sphère à trois bandes, avec des papilles sur les bandes. Les dessins du pollen sont d'ailleurs assez variables suivant les espèces.

Dans l'intervalle des faisceaux staminaux se voient le plus souvent cinq écailles ou cinq faisceaux d'écailles, qui n'ont aucune connexion avec les filets.

Le gynécée, qui avorte assez souvent, est formé d'un ovaire à trois loges, dont deux postérieures, surmonté d'un style à trois branches dont le sommet généralement bifide est garni, en dedans où latéralement, de papilles stigmatiques.

Dans l'angle interne de chaque loge est fixé une ovule descendant, anatrope à deux téguments, à raphé interne, à micropyle extérieur et supérieur. Le micropyle est surmonté d'un petit processus émané du placenta et qui joue un rôle important dans la conduite du tube pollinique.

Le fruit est une capsule tricoque dont le péricarpe, quelquefois charnu au début, finit par devenir tout à fait sec, et s'ouvre élastiquement, en abandonnant une columelle centrale

---

(1) H. Mohl, *Ann. Sc. Nat.*, 2me série, t. III, p. 338.

sur le sommet dilaté de laquelle s'insèrent les semences. La déhiscence est ordinairement septicide, puis loculicide (*fig.* 8). La graine est pourvue d'une caroncule blanche, formée par un épaississement des bords du micropyle (*fig.* 9). Elle renferme sous ses téguments, dans un albumen riche en huile et en aleurone, un embryon à radicule supère et à cotylédons linéaires ou plus ou moins ovales (*fig.* 10).

FIG. 8
Euphorbia Lathyris. Fruit.

FIG. 9
Graine.

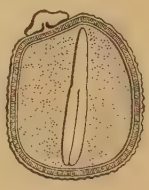


FIG. 10
Embryon.

De l'inflorescence d'un *Anthostema* ou d'un *Euphorbia*, il est facile de faire dériver le cyathium des *Pedilanthus*. Ici, en effet, les organes mâles et femelles demeurent les mêmes ; mais l'involucre devient extrêmement irrégulier, calcéiforme, comme bilabié, avec une lèvre postérieure représentée par une division de l'involucre, elle-même bi ou tridentée, et une lèvre antérieure à cinq pièces, plus grandes et imbriquées. En dedans de la lèvre postérieure se trouve une plate-forme ou une gouttière qui porte deux ou un plus grand nombre de glandes sessiles. Dans ces divers genres, les cyathium sont souvent précédés de grandes bractées colorées et sont disposés en cymes plus ou moins composées, bi ou pluripares, souvent unipares, principalement au sommet des inflorescences, qui sont axillaires ou plus ordinairement terminales et fréquemment réunies en groupes ombelliformes.

Sans vouloir entrer ici dans cette longue discussion sur l'organisation florale des Euphorbiées, discussion qui n'a plus maintenant qu'un intérêt historique, il ne sera pas inutile ce-

pendant d'indiquer les raisons qui militent en faveur de la théorie du cyathium.

On vient de voir combien est naturelle la transition qui, de l'inflorescence d'un *Anthostema*, conduit à celle d'une Euphorbe, et combien peu est importante, au fond, la différence qui les sépare. Cette différence s'atténue encore, si l'on considère que, chez certaines espèces, le gynécée des *Euphorbia* est entouré d'un calice et que, dans certains cas tératologiques il peut également s'en former un, soit autour de l'ovaire, soit autour d'une étamine.

Si l'on remarque que le pédicelle de l'ovaire se déjette d'abord vers le bas, lors de l'anthèse, pour se relever plus tard, avec Wydler (1), on assimilera ce fait à des phénomènes analogues relatifs aux pédoncules de certaines fleurs entières (*Géraniacées, Caryophyllacées*), jamais à de simples podogynes.

Mais c'est surtout sur les étamines et leur articulation que se reporte tout l'intérêt de la question.

Un fait qui, tout d'abord, n'est pas à négliger, c'est que l'épiderme n'a pas les mêmes caractères, au-dessous et au-dessus de l'articulation. Néanmoins, dès le début, la partie supérieure du filet staminal est en continuation directe avec la partie inférieure ; aussi M. Warming (2) lui attribue-t-il le caractère d'un axe qui donnerait du pollen, c'est-à-dire d'une étamine d'origine axile.

Si l'on admet, avec Celakowski (3) et Muller d'Arg. (4), l'existence de feuilles terminales, rien ne s'oppose à considérer comme telle l'extrémité supérieure des étamines. Pour

---

(1) Wydler, *Loc. cit.*

(2) Warming, *Loc. cit.*

(3) Celakowski, *In Flora*, p. 10.

(4) Muller, *Loc. cit.*

Celakowski, cependant, le filet staminal serait, au-dessus de l'articulation, formé par deux feuilles concrescentes transformées. Cette hypothèse est inadmissible, étant donné que, d'une part, les sacs polliniques ne forment pas deux anthères distinctes, mais bien une seule et même anthère biloculaire et que, d'autre part, le filet ne reçoit qu'un seul faisceau libéroligneux.

Eichler (1) voit, dans le filament inférieur de l'étamine, un rameau très réduit et se base sur ce fait que, lorsque les pièces de l'involucre se séparent, les filets staminaux demeurent insérés à leur aisselle, Si, au contraire, l'organe entier était une étamine et avait la valeur d'une feuille, il serait situé plus haut, sur l'axe, que chaque pièce involucrale et non à son aisselle.

Pour Roeper (2), le filet staminal est le seul reste d'une fleur composée de plusieurs étamines, dont toutes ont avorté, sauf une, qui s'est placée dans le prolongement de l'axe florifère. Cette manière de voir est confirmée par l'apparition exceptionnelle de deux ou trois anthères à l'extrémité de ce filet.

Avec M. Van Tieghem (3) on peut considérer cette étamine comme un membre latéral qui se placerait dans l'axe, de la même façon que l'ovule unique d'une Composée.

Un des principaux arguments avancés par Baillon (4) pour combattre l'opinion de Roeper, c'est que, dès que l'involucre est formé, les étamines naissent toutes à la fois. Or, des recherches plus récentes de M. Warming et de Pétersen (5), il

---

(1) Eichler, *Bluthendiagramme*, t. II, p. 386.

(2) Roeper, *Loc. cit.*

(3) Van Tieghem, *Loc. cit.*

(4) Baillon, *Loc. cit.*

(5) Pétersen, *In Kopenhagener Bot. Tidsskrift*, p. 157, avec résumé français.

résulte que ces deux systèmes d'appendice, pièces involucrales et filets staminaux, se développent, d'après le type 2/5, de telle sorte que l'étamine primordiale inférieure est présente déjà avant la foliole involucrale supérieure.

Les preuves ne manquent donc pas en faveur de la théorie de l'inflorescence, dont Robert Brown et Roeper furent les premiers initiateurs, et c'est avec juste raison qu'elle est maintenant définitivement admise.

CHAPITRE II

Division du genre *Euphorbia*.

Euphorbia Linné (*Gen.* 609.) — *Tithymalus* Gærtner, *Keraselma* Necker, *Athymalus* Necker.

Inflorescence de Campanulée jusqu'à la forme discoïdale; 4-5 lobes autour, entiers ou déchiquetés, souvent cachés par des glandes.

Glandes entre les lobes de l'involucre, rarement en nombre moindre que les lobes eux-mêmes, entières ou bicornes ou divisées, digitées, quelquefois pourvues d'un appendice pétaloïde.

Fleurs mâles nombreuses sans calice, très rarement avec une petite écaille au point d'articulation.

Fleur femelle solitaire au milieu du cyathium, soulevée à la fin en dehors du cyathium par l'allongement du pédoncule. Nue ou pourvue d'un calice formé de trois petites écailles. Styles droits, libres ou concrescents, indivis ou bifides. *Capsule* se séparant en cornes bivalves, qui s'isolent d'une columelle centrale persistante. *Endocarpe* crustacé ou dur.

Herbes ou arbrisseaux de ports variables, couchés ou dressés. *Tige* quelquefois épaissie et charnue, cactiforme, parfois presque sans feuille. *Feuilles* indivises, le plus souvent sans dents, opposées ou alternes. *Cyathium* en cyme terminale, ou bien, dans la bifurcation de deux rameaux dichotomiques, ou

bien à l'aisselle d'une feuille. Bractées mères des fleurs mâles, linéaires jusqu'à la forme de framée, plus ou moins concrescentes.

Les Euphorbes cactiformes possèdent des feuilles dont le limbe ne se développe que peu, tandis que leur base s'accroît en saillies, qui souvent se fusionnent le long des angles, et, par ce fait, déterminent le port spécial des différentes formes.

Les rameaux axillaires de ces feuilles, qui souvent sont déplacés sur l'axe ou sur la base des feuilles mères, sont normalement établis. Quelques espèces (*E. Tirucalli* L., *Anacantha* Ait etc.) possèdent dans leurs axes deux points végétatifs dont l'un se développe en une épine, tandis que l'autre, après une période de repos plus ou moins longue, se développe en un rameau charnu. D'ailleurs, toutes les épines des *Euphorbia* ne sont pas des rameaux métamorphosés ; dans certaines sections, on trouve aussi des épines stipulaires.

Plus de 700 espèces, surtout dans les contrées chaudes, plus rares sous les tropiques. Elles manquent complètement sous la zone arctique, et ne jouent qu'un rôle sans importance dans les contrées les plus froides de la zone tempérée.

Parmi ces plantes, celles de zones tempérées, ainsi que les plantes xérophiles, sont nombreuses, surtout dans la région des steppes et les contrées à climat continental.

La plupart des espèces possèdent une ère d'extension limitée ; seules, celles qui accompagnent les cultures comme mauvaises herbes sont plus répandues.

Le g. Euphorbia est divisé en six sections (1).

Section I. — *Anisophyllum* Haw (comme genre). Herbes couchées ou à rameaux étalés. Rarement plantes sous-frutescentes à la base, très rarement arbrisseaux, pourvus partout

(1) Pax, dans Engler et Prantl. *Loc. cit.*

de feuilles opposées. Les feuilles de chaque paire sont très brièvement connées à la base et généralement munies de stipules. Elles sont asymétriques à la base. Les cyathium sont isolés ou ordonnés en cymes ; le plus souvent très petits. Les glandes sont au nombre de quatre, rarement de cinq, le plus souvent avec des annexes pétaloïdes.

Section II. — *Adenopetalum* Bentham. Herbes ou arbrisseaux avec tige à peine charnue. Feuilles alternes, ou bien les supérieures seulement, rarement toutes opposées ou verticillées. Stipules présentes, le plus souvent, cyathium axillaires ou terminaux, isolés ou réunis en cymes. Glandes : cinq ; plus rarement quatre, avec des appendices pétaloïdes.

Toute cette section est américaine.

Section III. — *Poinsettia* Graam (comme genre). Grandes herbes de l'Amérique, simplement naturalisées dans l'Ancien Monde. Rameaux supérieurs ne formant jamais d'ombelles ; les feuilles inférieures seulement, ou toutes les feuilles sont alternes ; les supérieures souvent opposées. Stipules fortement réduites à des soies ou à des épines. Cyathium groupés en cymes à l'extrémité des rameaux ; souvent accompagnés de bractées colorées. Glandes sans appendices. Environ douze espèces.

Section IV. — *Eremophyton* Bentham. Herbes, sous-arbrisseaux ou arbrisseaux. Les rameaux supérieurs, non en ombelles. Feuilles inférieures alternes ; les supérieures, le plus souvent opposées. Cyathium solitaires, axillaires ou terminaux, souvent dans l'axe de bifurcation des rameaux. Glandes sans appendice. Toutes les espèces dans l'Ancien Monde.

Section V. — *Euphorbium* Bentham. Tiges charnues, souvent épaisses, parfois cactiformes, rondes au anguleuses, sans feuilles ou pourvues de feuilles caduques ; cyathium isolés ou groupés, terminaux ou latéraux. Glandes sans appendices. Feuilles avec ou sans stipules, souvent des épines au nœud.

Section VI. — *Tithymalus* Scop. (comme genre, *Galarrhæus* Harv. *Esula* Harv.). Herbes, rarement arbrisseaux, le plus souvent peu ramifiés. Feuilles de la tige alternes, très rarement opposées ; les supérieures le plus souvent opposées. Point de stipules. Rameaux floraux ramifiés en fausse dichotomie ; les supérieurs arrangés en ombelles. Glandes du cyathium sans appendice. A cette section, appartiennent le plus grand nombre des espèces du genre. Elles ne manquent qu'en Australie ; partout ailleurs, elles sont représentées. Leur centre de développement est la région méditerranéenne.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE

CHAPITRE PREMIER

TIGE

I. — Anatomie générale et développement de la tige

A. Structure primaire.— *Epiderme.* — La tige des Euphorbes, que j'ai étudiée dans la plantule pour en suivre les premières transformations, présente un épiderme à parois externes et internes légèrement épaissies et à cellules allongées dans le sens radial. Cet épiderme est rempli de substances albuminoïdes et contient, en outre, des matières résineuses que la teinture d'Orcanette colore en rose-brun, et l'acétate de cuivre (réactif de Franchimont et d'Unverdorben) en vert émeraude.

Ecorce. — Le parenchyme cortical est composé de sept à huit assises de cellules arrondies, laissant entre elles de petits méats, et remplies aussi de cette substance résineuse. L'endoderme est rarement pourvu des cadres d'épaississement subérisés. On les rencontre, cependant, chez quelques espèces, tantôt indifféremment sur les parois radiales et transversales, tantôt seulement sur les parois radiales, où ils se traduisent par un petit renflement, situé dans la partie moyenne de la membrane.

Le développement des *laticifères* a été tout d'abord sommairement étudié par Schmalhausen (1) et Schullerus (2), qui ne l'ont décrit qu'imparfaitement.

Reprenant en entier cette étude, M. Chauveaud (3) a montré depuis, dans un mémoire fort détaillé, qu'ils émanent de cellules initiales, plus ou moins serrées les unes contre les autres, en un seul cercle contenu dans le nœud des cotylédons. Ces cellules s'allongent ensuite en tubes indéfiniment rameux, qui se répandent, d'une part jusqu'à l'extrémité de la racine, et, d'autre part, jusque dans les feuilles et le cône végétatif de la tige.

Dans la tige, c'est presque toujours dans l'écorce qu'on les rencontre. Ils y forment deux zones assez distinctes : l'une externe, où les laticifères se trouvent, soit immédiatement sous l'épiderme, soit parmi les cellules des deux ou trois assises sous-épidermiques ; l'autre interne, dont les tubes se trouvent mêlés aux cellules de l'endoderme et du péricycle.

Péricycle.— Le cylindre central se termine extérieurement par un péricycle simple, dont les cellules, à parois minces, n'alternent pas toujours d'une façon régulière avec celles de l'endoderme. On trouve quelquefois deux cellules du péricycle en contact avec une cellule endodermique ; d'autres fois, c'est une cellule péricyclique qui est directement opposée à un des éléments de l'endoderme.

---

(1) Schmalhausen, *Beitrage zur kenntniss der milchsaftbehalter der Pflanzen* (Mém. de l'Académie imp. de Saint-Pétersbourg, 7e série, t. XXIV, n° 2, 1877).

(2) Schullerus, *Die physiologische Bedentung der milchsaftes von* Euphorbia Lathyris (Verhandlungen der botanische vereins für die provinz d. Brandeburg, t. XXIV, p. 26).

(3) G. Chauveaud, *Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclépiadées.* Paris, 1891.

Faisceaux libéro-ligneux. — Les faisceaux libéro-ligneux sont peu nombreux (4 ou 6). Dans les éléments du liber on observe aussi les corps résineux déjà signalés. Le bois se compose de 3 ou 4 vaisseaux rayés.

Le parenchyme, compris entre le liber de chaque faisceau et le bois, devient générateur de fort bonne heure et produit des vaisseaux de plus en plus larges, qui se disposent tout d'abord en une seule série rayonnante. Ces vaisseaux sont entourés d'une gaine de parenchyme à éléments beaucoup plus petits que ceux de la moelle, et où l'on retrouve le contenu cellulaire de l'écorce de l'épiderme.

J'ai constaté aussi la présence de cette gaine chez les tiges beaucoup plus âgées de quelques espèces.

C'est donc là très probablement l'origine de ce « tissu cambiforme », dont quelques auteurs, M. Pax entre autres (1), font mention à propos des Euphorbiées et sur lequel j'insisterai plus loin.

Pendant que le tissu ligneux se développe ainsi, le liber augmente le nombre de ses éléments, par suite de l'activité du cambium précoce, et bientôt le péricycle se trouve refoulé dans l'écorce, où il forme un arc convexe du côté externe. Ses cellules se divisent à leur tour, s'allongent beaucoup, se sclérifient et constituent des masses fibreuses adossées aux faisceaux.

Moelle. — La moelle se compose de grandes cellules rondes à parois très minces, laissant entre elles de nombreux méats et qui sont à peu près dépourvues de contenu résineux.

Dans quelques cas peu fréquents, elle renferme aussi des laticifères, ordinairement localisés vers la périphérie. L'origine

---

(1) F. Pax, *Die Anatomie der Euphorbiacem in ihrer Berziehung zum system derselben* (Engler's Bot. Jahrb., 1884, heft IV, pp. 401 et 415.

de ces laticifères est la même que pour ceux de l'écorce. Tous émanent des initiales contenues dans le plan nodal des cotylédons.

Cet état de développement correspond à la fin de la période primaire. Jusque-là, en effet, les éléments se sont accrus dans les diverses régions de la tige, mais ces régions sont restées semblables à elles-mêmes ; le nombre des faisceaux est demeuré ce qu'il était dès les premiers stades de la croissance.

Origine de la structure primaire. — Jusqu'ici, nous n'avons traité qu'incomplètement du développement de la jeune tige, puisque nous ne l'avons décrit qu'à partir du moment où les faisceaux libéro-ligneux sont déjà différenciés. J'ai donc cru qu'il serait utile d'étudier ces faisceaux à leur naissance, dans le cône végétatif.

L'extrémité de la tige située entre les plus jeunes feuilles du bourgeon est formée d'un parenchyme à peu près homogène, dont les petites cellules sont remplies d'une substance résineuse se colorant en un beau rouge par l'Orcanette, en vert par l'acétate de cuivre. Au milieu de ce tissu, circulent dans tous les sens de nombreux laticifères, à section très étroite et abondamment chargés de latex. Les deux réactifs précédents leur communiquent une teinte beaucoup plus vive qu'aux cellules environnantes, et permettent de les suivre assez facilement. On les retrouve encore un peu au-dessus des plus jeunes feuilles, à peu de distance du sommet de la tige. Plus bas, ils donnent de nombreuses ramifications se dirigeant dans les feuilles.

Le parenchyme du cône végétatif se différencie ensuite en formant deux régions, à contenu cellulaire moins abondant, l'une externe, l'autre interne, séparées par un anneau de petites cellules munies d'un noyau nettement apparent, et où la résine s'est accumulée (*fig.* 11). Cet anneau limite le cylindre central

par son bord externe et constitue le méristème formateur des faisceaux libéro ligneux et des fibres. Même à une certaine distance au-dessous de ce niveau, ce méristème n'est pas encore différencié. Ce que l'on rencontre tout d'abord comme éléments différenciés, à mesure que l'on descend le long de la tige, ce sont de petits faisceaux corticaux destinés aux feuilles et provenant de plus bas.

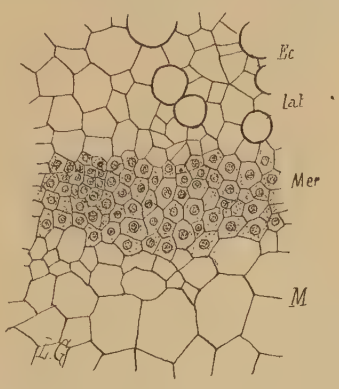


Fig. 11

E. piscatoria Ait. Cône végétatif. *Ec*, écorce ; *Lat*, laticifères ; *Mer*, méristème formateur des faisceaux libéro-ligneux et des fibres ; *M*. moelle ; *G*. = 550.

L'écorce et la moelle sont les premières à se modifier. La dimension de leurs cellules augmente notablement, et leur contenu devient de moins en moins abondant, sauf cependant, dans la région externe, qui se montre toujours richement pourvue de chlorophylle. En même temps, les laticifères se localisent sous l'épiderme et vers l'intérieur du parenchyme cortical. Leur diamètre s'est aussi notablement accru ; leur membrane s'est épaissie, est devenue brillante et très réfringente, et ils renferment un latex dans lequel les bâtonnets d'amidon sont très abondants en ce moment-là.

Ces grains d'amidon bien connus sont cylindriques ou fusiformes, dans les formes herbacées, et leurs dimensions varient beaucoup suivant les espèces.

Ils ont 8 μ de long sur 1-2 μ de large, dans l'*E. Characias*, par exemple, tandis que dans l'*E. segetalis*, leur longueur atteint jusqu'à 60 μ et leur largeur 10-12 μ. Ils sont longs de 14 μ dans l'*E. Pubescens*, de 16-18 μ dans l'*E. palustris*, de 20 μ dans l'*E. Myrsinites*, de 25 μ dans l'*E. Broteri*, de 40-45 μ dans l'*E. Lathyris* (*fig.* 12).

Chez les espèces arborescentes ou cactiformes des régions chaudes ils sont aplatis, linéaires ou fusiformes s'ils sont examinés de champ, étranglés au milieu et fortement renflés aux deux bouts, en forme d'os, s'ils sont vus de profil.

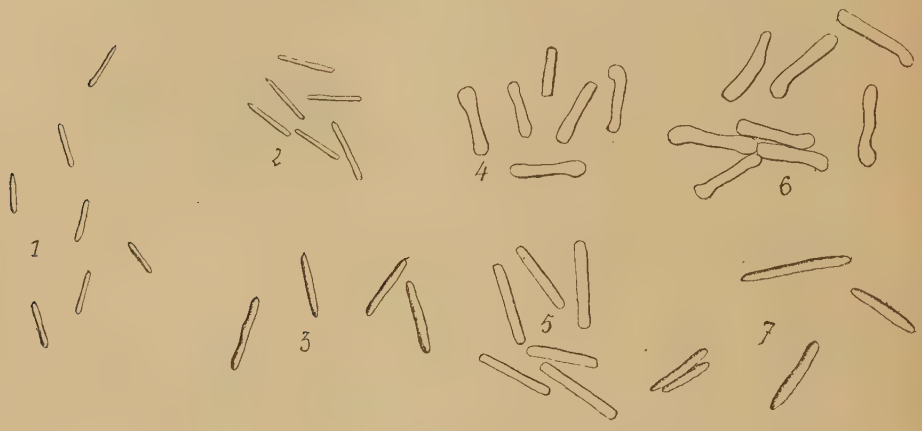


Fig. 12

Amidon des laticifères. 1. *E. Characias* L. ; 2. *E. pubescens* L. ; 3. *E. Lathyris* L. ; 4. *E. Myrsinites* L. ; 5. *E. palustris* L. ; 6. *E. Broteri* Daveau ; 7. *E. segetalis* L. ; G. = 400.

Outre ces grains d'amidon, le latex des Euphorbes contient des globules de résine que la teinture d'Orcanette colore en rouge rubis et l'acétate de cuivre en vert émeraude; ces globules, comme les grains d'amidon, sont tenus en suspension dans un suc spécial. Ils sont toujours mous et se prennent rapidement en masse quand le latex est exposé à l'air. Cette agglutination serait favorisée, selon certains auteurs, par la coagulation au contact de l'air de quelque principe primitivement dissous dans le liquide.

Le suc des laticifères tient en dissolution de nombreuses substances. L'analyse y a révélé notamment la présence de la pepsine et de peptones diverses, du sucre, du tannin, du malate et du malophosphate de calcium.

Plus bas encore, dans le bourgeon, les faisceaux foliaires se montrent au niveau de l'anneau de méristème qui commence

à se différencier, en donnant vers l'intérieur un ou deux vaisseaux polygonaux, séparés de la partie externe de l'anneau par trois ou quatre assises de cambium (*fig.* 13).

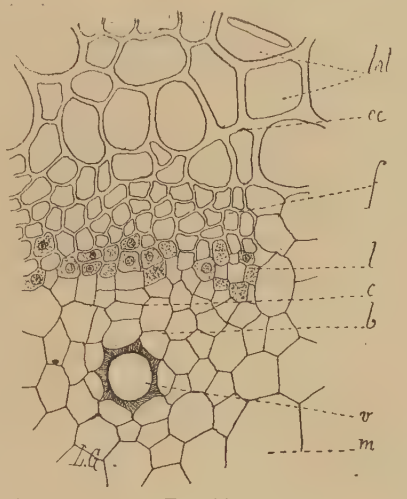


Fig. 13

E. piscatoria Ait. Un faisceau libéro-ligneux en voie de développement ; *lat*, laticifères ; *éc*, parenchyme cortical ; *f*, origine des fibres ; *l*, liber ; *c*, cambium ; *v*, un vaisseau nouvellement formé ; *m*, moëlle. G. = 550.

Aux dépens de cette région externe, le liber se forme à son tour. Il n'est pas rare de voir les laticifères s'insinuer à travers le liber récemment formé, et venir au contact des vaisseaux du bois. Le liber est, dès le début, formé de petits éléments renfermant les mêmes substances que le méristème, tandis que les assises du bord externe du tissu formateur s'étant dédoublées, constituent, du côté de l'écorce, de petites masses parenchymateuses, dont les cellules sont à peu près vides, et dont les membranes sont devenues brillantes et nacrées.

C'est par transformation ultérieure de ces amas parenchymateux que se produiront les îlots de fibres qui protègent le liber. Leur développement dans l'extrémité de la tige, en tout analogue à celui qui a été décrit à propos de la tige de la plantule, montre donc bien qu'ils sont de nature péricyclique.

B. Structure secondaire. — *Pachyte.* — A partir de ce moment, et sans qu'il y ait arrêt dans le développement, les cellules des rayons médullaires, qui sont en contact avec le péricycle, prennent des cloisons tangentielles et revêtent tous

les caractères d'un cambium. Elles s'unissent aux arcs générateurs des faisceaux et forment avec eux un cambium annulaire continu.

Ce tissu fournit tout d'abord de petits faisceaux libéro-ligneux secondaires, qui s'intercalent en assez grand nombre aux faisceaux primaires, de telle sorte qu'on peut, au bout de peu de temps, compter jusqu'à 26 faisceaux dans le cylindre central. Ce nombre est d'ailleurs variable avec les espèces.

Tandis que les arcs de cambium de toutes ces masses libéro-ligneuses avaient jusque-là donné un bois riche en petits vaisseaux, ils fournissent par la suite un tissu où les vaisseaux à grande section sont peu nombreux, mais où prédominent les fibres de sclérenchyme. Quant aux petits vaisseaux primitivement formés, ils sont peu à peu refoulés vers l'intérieur. On les reconnaît, non seulement à leur faible diamètre, mais encore à la teinte que prennent leurs membranes avec les divers réactifs colorants du tissu ligneux (vert d'iode, phloroglucine, safranine, brun Bismark, etc.). Les colorations obtenues avec chacun de ces réactifs ne sont pas identiques pour les vaisseaux récemment formés, et pour les vaisseaux de formation ancienne, non plus que pour les vaisseaux et les fibres. Il est certain qu'il n'y a pas non plus identité entre les substances qui imprègnent ces diverses membranes et que l'on comprend indifféremment sous la dénomination de *lignine*. Tout porte à croire, au contraire, qu'une étude approfondie de toutes ces membranes dites *lignifiées*, révélera des différences notables dans leur composition chimique, de même que les recherches de M. Mangin sur les membranes dites *cellulosiques* ont doté l'histologie de données précieuses sur leur constitution.

Le cambium compris dans les rayons médullaires ne tarde pas non plus à produire à son tour du sclérenchyme et des vaisseaux vers l'intérieur, du liber vers l'extérieur, de telle

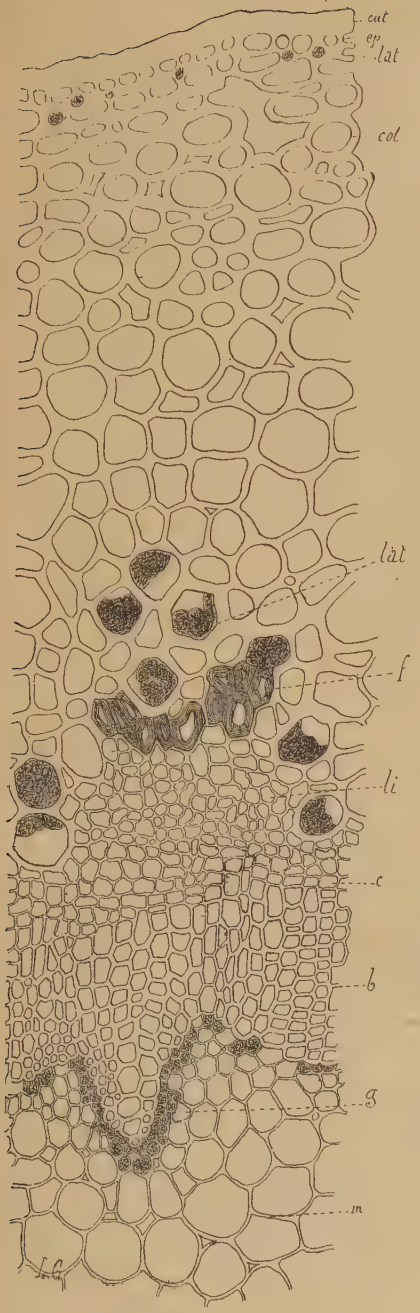


FIG. 14

E. Characias L. Tige : *cut*, cuticule ; *ép*, épiderme ; *col*, collenchyme ; *lat*, laticifères ; *f*, fibres péricycliques ; *li*, liber ; *c*, cambium ; *b*, bois ; *g*, gaîne intramédullaire ; *m*, moelle. G. = 260.

sorte que la moelle se trouve prise dans un anneau libéro-ligneux secondaire, dans un pachyte, pour employer l'expression créée par M. Van Tieghem (1).

Ce pachyte, qui est à peine interrompu d'espace en espace par des rayons médullaires unisériés, forme l'une des caractéristiques les plus constantes chez les Euphorbes (*fig.* 14).

En face des faisceaux secondaires, le péricycle multiplie ses éléments, comme cela a lieu en face des faisceaux primaires. Toutes ses cellules s'allongent en fibres lignifiées et forment des masses scléreuses d'autant plus épaisses que le faisceau est plus âgé et plus grand.

---

(1) De παχὺς, épais, ou de παχύτης, épaisseur ; cette expression, qui désigne l'ensemble du liber, du cambium et du bois, rappelle en même temps que cette zone secondaire est la cause principale de l'épaississement transversal de la tige, de la racine et même de la feuille, pour autant qu'elle s'y développe. Elle correspond à celle de *périderme*, admise depuis longtemps pour désigner l'ensemble du liège, du phelloderme et de l'assise génératrice interposée. (VAN TIEGHEM. *El. de Bot.* 3e édition, I, p. 205, 1898).

Chez les plantes vivaces, l'assise génératrice fonctionne de la même façon durant la seconde année, donnant une nouvelle zone de liber à l'intérieur de la première, et une zone de bois à l'extérieur de l'anneau ligneux primaire. A mesure que la tige s'accroît en épaisseur, de nouveaux îlots de fibres prennent naissance par cloisonnement des cellules du péricycle, et il en est ainsi durant les années suivantes.

Mais, quels que soient l'âge et l'épaisseur de la tige ligneuse, son bois ne se différencie pas en duramen et en aubier, et n'atteint jamais une grande dureté. La moelle est, en outre, persistante et on la trouve même chez des troncs de plus de 15 centimètres d'épaisseur, formant un cordon constitué par un parenchyme lacuneux très succulent.

Périderme. — Ce n'est pas seulement chez les tiges ligneuses que le périderme prend naissance. Dans les grandes formes herbacées, comme l'*E. Myrsinites* ou l'*E. Broteri*, qui sont frutescentes à la base, on trouve un périderme peu développé.

Quant à l'assise génératrice, elle est située, selon Schacht (1) dans l'épiderme dédoublé chez l'*E. antiquorum* L. La moitié interne de l'épiderme devient génératrice, tandis que la moitié externe et la cuticule sont exfoliées. Mais, ainsi que je l'ai constaté, rien n'est plus variable que ce développement du périderme quand on le suit chez diverses espèces. Quelquefois dans la même espèce et à peu près au même moment, il prend naissance dans deux régions différentes. Dans tous les cas, cependant, c'est toujours aux dépens d'une des assises périphériques de l'écorce qu'il se forme.

De très bonne heure et même avant que les tissus secondaires du cylindre central ne se soient développés, l'apparition de cette assise génératrice est signalée par la division tangen-

---

(1) Schacht, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewachse.* Berlin, 1856-59, t. I, p. 287.

tielle de ces assises externes, dans certains points seulement. Il y a ensuite un temps d'arrêt, pendant lequel les faisceaux libéro-ligneux secondaires se façonnent, et l'anneau libéro-ligneux est déjà complètement différencié quand le cambium externe reprend son évolution. En général, c'est le liège qui se développe le premier et il atteint parfois une épaisseur assez considérable avant que le phelloderme ait commencé à se former.

Chez l'*E. piscatoria*, l'épiderme est renforcé par deux assises collenchymateuses situées au-dessous de lui. Dans certains points d'une même coupe de tige jeune, on peut voir les cellules épidermiques se dédoubler (*fig.* 15) pour donner l'assise génératrice, comme cela a lieu dans l'*E. Antiquorum*. En d'autres points très voisins même des premiers, c'est, au contraire, la seconde assise de collenchyme qui deviendra formatrice et donnera le premier liège, tandis que l'épiderme et la première assise sous-épidermique seront exfoliés (*fig.* 16).

Fig. 15

E. piscatoria Ait. Epiderme en voie de cloisonnement. G = 525.

L'assise génératrice est encore d'origine épidermique dans les *E. splendens*, *grandidens* ; elle est sous-épidermique chez les *E. Myrisinites* et *dendroides*.

Quelle que soit d'ailleurs leur origine, les cellules subéreuses ne tardent pas à se confondre et à former un anneau continu de liège autour de l'écorce. Les *lenticelles*, qui sont aussi le point de départ de formations subéreuses, naissent en face des stomates d'après le procédé ordinaire (*fig.* 17).

Il est certain que lorsque le liège a pour origine une assise sous-épidermique, les laticifères situés en dehors de cette assise, s'il s'en trouve, sont exfoliés en même temps que les autres tissus. Ils sont alors remplacés par des laticifères tou-

jours plus gros, d'origine secondaire, qui sont des ramifications du système cortical interne (1).

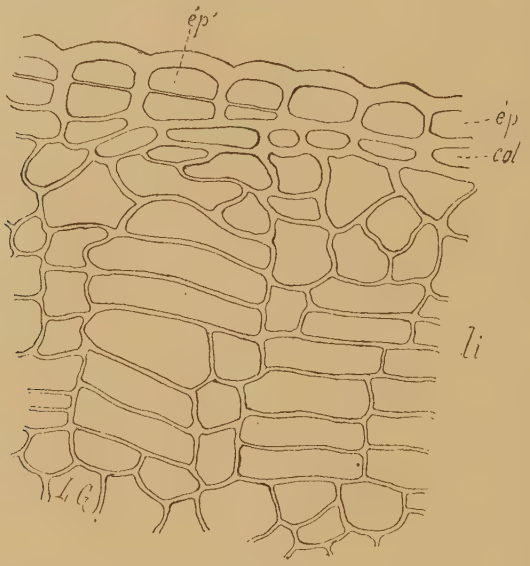


Fig. 16

E. piscatoria Ait. La seconde assise sous-épidermique a déjà donné une zone de liège formée d'une dizaine d'assises cellulaires, lorsque, dans une région très voisine, l'épiderme se dédouble à son tour pour donner de nouvelles formations subéreuses et comprime les tissus sous-jacents. *ép*, épiderme non dédoublé ; *ép'*, épiderme dédoublé ; *col*, collenchyme ; *li*, liège. G. = 525.

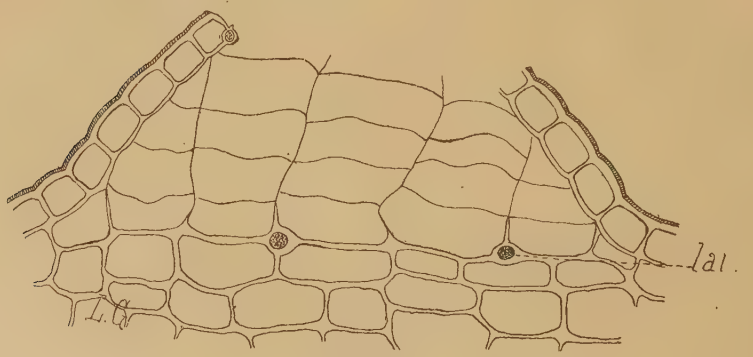


Fig. 17

E. dendroides L. Lenticelle. *lat*, laticifère. G. = 525.

(1) Chauveaud, *loc. cit.*, p. 127.

Quand le phelloderme doit prendre une certaine importance dans la tige, il se produit de nouvelles assises génératrices au-dessous de la première. Ces assises prennent toujours naissance non loin du liège de dernière formation, de telle sorte que le rhytidome exfolié est presque exclusivement subéreux et que, même dans une tige très âgée, le parenchyme cortical est très étendu.

Euphorbes cactiformes. — Il convient de décrire, à côté du développement du phelloderme, le mode d'accroissement de l'écorce dans les Euphorbes cactiformes, qui offrent quelques particularités intéressantes à cet égard.

Chez quelques-unes d'entre elles, demi-arborescentes comme l'*E. grandidens*, il se forme, on l'a vu, du liège comme chez les plantes ligneuses. Chez d'autres, le liège ne naît que fort tard ou même ne se forme pas du tout. Mais il n'en existe pas moins, de très bonne heure, une zone génératrice externe bien nette, donnant exclusivement du parenchyme cortical, et permettant à ces tiges charnues de s'accroître très rapidement en épaisseur.

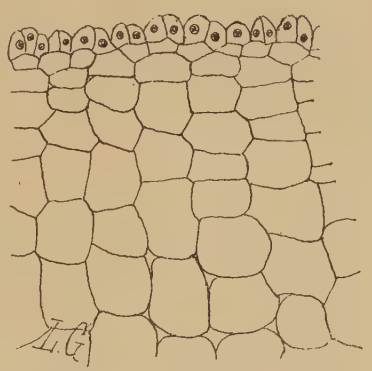


Fig. 18

E. Cerulescens. Haw. Croissance du parenchyme cortical. G = 260.

C'est ici l'épiderme qui est toujours générateur, ce qui contribue à augmenter la croissance de la tige en diamètre et, d'ailleurs, le liège faisant défaut, il n'y a pas d'exfoliation possible. Ses cellules se divisent par deux ou trois cloisons radiales, situées vers l'extérieur de la cellule initiale, et par une ou deux cloisons tangentielles, vers l'intérieur. Les nouvelles cellules externes deviennent des cellules épidermiques et les cellules internes, se divisant à leur tour, forment tout autour

de l'écorce, un méristème, dont les éléments, disposés tout d'abord en séries radiales, accroissent ensuite notablement leur diamètre, deviennent irréguliers et prennent tous les caractères du parenchyme cortical (*fig.* 18). La croissance se poursuit ainsi, à peu près pendant toute la durée de la tige.

II. — ANATOMIE COMPARÉE

Pour étudier l'anatomie comparée de la tige, je ne me suis servi que d'organes ayant atteint tout leur développement, et dont les tissus étaient parvenus, par conséquent, au maximum de différenciation. C'était là une condition nécessaire pour qu'une telle étude puisse donner des résultats.

EPIDERME

L'épiderme offre trois parties à distinguer : les cellules épidermiques proprement dites, les poils et les stomates.

Cellules épidermiques. — Les cellules de l'épiderme sont presque toujours rectangulaires dans la tige adulte et allongées tangentiellement. Leur contenu, le plus souvent de nature albuminoïde, est quelquefois résineux, parfois constitué par du tannin (*E. cerulœscens*).

Leur membrane externe forme une courbe régulière tout autour de l'épiderme. Cependant, sur certaines feuilles, les cellules épidermiques forment extérieurement des mamelons saillants, et dans ce cas, le même caractère se retrouve dans la tige (*E. Myrsinites*, *Broteri*, etc.). D'épaisseur moyenne chez un grand nombre de plantes, cette paroi peut s'épaissir beaucoup dans les formes xérophiles de certaines espèces, telles que les *E. Peplus* de Chibia (côte occidentale d'Afrique), de

Dor-oud-Delimi (Maroc), le type *E. Characias* des collines arides et d'autres encore ; tandis que des formes de ces mêmes espèces croissant sur un sol humide présentent une membrane externe beaucoup plus mince.

Un fait à remarquer, c'est que chez les plantes de régions sèches, bien que la totalité de la paroi externe des cellules épidermiques soit très épaisse, la cuticule ne l'est guère plus qu'ailleurs ; mais cette cuticule, une fois traitée par les réactifs ordinaires, forme un liséré coloré se différenciant nettement de la membrane cellulosique, sans qu'il paraisse y avoir interposition de couches cuticulaires (*fig.* 19). Et, si l'on en juge par l'intensité de la coloration, il semble que la cutine soit très condensée dans cette cuticule. Le fait est manifeste dans les formes qui viennent d'être citées et on peut le constater aussi chez les *E. sarmentosa* (africaine, alt. 2.000 m.), *E. Tenella* (africaine, alt. 1.700 m.), *E. Gerardiana*, γ *minor* (sommet du Ventoux), *E. pinea* (rochers du littoral méditerranéen, (fig. 25), *E. Portlandica* (falaises de l'Atlantique), *E. dendroides* (rochers de Nice), dont quelques-unes, on le voit, vivent à une altitude élevée. L'épaisseur de la cuticule est donc ici compensée par la densité de la cutine.

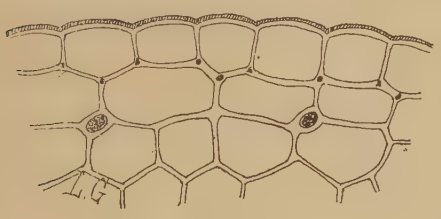


Fig. 19
E. dendroides L. Epiderme avec boutons de cutine. G. = 525.

Dans l'*E. dendroides*, la cutine se trouve, en outre, localisée aux angles internes des cellules épidermiques, sous forme de points (*fig.* 19), que l'Orcanette fait apparaître comme de petits boutons rouges.

Chez les Euphorbes cactiformes, c'est à peine si on peut distinguer la portion interne cellulosique de la membrane et même dans l'*E. cerulescens*, la cutine paraît en avoir envahi

toute l'épaisseur. La présence d'un enduit cireux a déjà été signalée par DE BARY (1) sur les jeunes tiges des *E. piscatoria*, *caput medusæ* L., *ornithopus* Jacq., *canariensis;* par SCHACHT (2), sur celle de l'*E. balsamifera* Ait. Cet enduit se dépose tout d'abord sous la forme d'un vernis cassant, qui s'accroît peu à peu, par nouvelles couches, déposées parallèlement aux premières.

FIG. 20

E. cerulœscens Haw. Plaque de cire perforée à l'endroit des stomates. G. = 75.

Dans l'*E. canariensis*, ainsi que FRANK (3) le fait remarquer, l'épaisseur de la croûte de cire peut atteindre jusqu'à 70 μ. En examinant à plat l'épiderme muni de sa couche cireuse, on peut se rendre compte, surtout si l'on s'aide des réactifs ordinaires des corps gras, qu'elle ne s'étend pas sur toute la surface, mais qu'elle fait défaut, au contraire, à l'endroit des stomates ; et en examinant à part une plaque de cire détachée de l'épiderme, on la voit percée de larges orifices correspondant précisément aux larges stomates de ces tiges (*fig.* 20).

Le développement de la cuticule n'exclut donc pas le grand développement de l'enduit cireux, et il est certain que ces deux puissants écrans concourent à protéger ces plantes, contre les rigueurs d'un climat très chaud et d'une sécheresse extrême.

---

(1) DE BARY, *Vergleichende Anatomie*, p. 87.

(2) SCHACHT, *loc. cit.*, t. II, p. 559.

(3) FRANK, *Lehrburh der Botanik*, I, p. 134.

La paroi interne des cellules épidermiques est aussi épaisse que leur paroi externe, chez toutes les formes xérophiles, sauf cependant chez les Euphorbes cactiformes, où elle demeure toujours très mince, en vue des dédoublements ultérieurs de la cellule épidermique.

Quant aux parois radiales, presque toujours ponctuées, leur épaisseur varie beaucoup avec les espèces et les conditions de milieu.

Poils. — Les poils des Euphorbes sont d'une structure très simple et très uniforme. Ils sont minces, allongés perpendiculairement à la surface de l'organe et entièrement revêtus par la cuticule. Quelquefois ils sont unicellulaires *(E. Cyparissias, Tenella)* ; d'autres fois pluricellulaires et unisériés ; mais toujours formés d'un petit nombre de cellules, de deux ou trois le plus souvent *(E. prostrata)*. Les exemples ne sont d'ailleurs pas rares, où la tige est complètement glabre.

Stomates. — *Situation superficielle.* — Les stomates sont en général nombreux ; car si le collenchyme est très développé chez quelques espèces, chez la plupart des autres le parenchyme chlorophyllien arrive au contact de l'épiderme. Le plus souvent ils sont petits et arrondis. Leur diamètre s'accroît cependant beaucoup chez les Euphorbes grasses, ainsi que les dimensions de l'ostiole. Tantôt ils sont dépourvus de cellules annexes, tantôt ils en possèdent deux *(E. pinea)*. Ces cellules annexes sont étroites, en forme de croissant et se moulent sur le stomate.

Situation transversale (1). — Sauf chez quelques plantes grasses, comme l'*E. stapelioides*, où les stomates sont situés

(1) J'entends par là la position et la structure des stomates vus en coupe transversale.

à fleur de l'épiderme, c'est toujours, chez les Euphorbes, au fond d'une petite dépression épidermique qu'on les rencontre. Jamais ils ne s'élèvent au-dessus de sa surface.

Le fait que, chez certaines de ces plantes cactiformes, les stomates sont au même niveau que l'épiderme, paraît résulter ici d'une adaptation de ces petits appareils à l'organisation interne de ces végétaux. Le grand développement du parenchyme cortical et de la moelle leur assure une abondante réserve d'eau, et, dès lors, il n'est plus nécessaire que la situation des stomates, plus ou moins profonde au-dessous de la surface, intervienne comme cause retardatrice de la transpiration.

Chez toutes les plantes herbacées ou ligneuses, le stomate est situé immédiatement au-dessous de l'épiderme. Quand il est accompagné de cellules annexes, ces cellules dépassent en hauteur leurs voisines de l'épiderme; elles sont réniformes, et le stomate se trouve logé dans la concavité qu'elles forment entre elles (*E. piscatoria*, voir à la Feuille, p. 107). S'il n'y a pas de cellules annexes, le stomate apparaît comme suspendu à deux cellules épidermiques voisines.

Dans tous les cas les deux cellules stomatiques sont petites et arrondies, avec une paroi beaucoup plus épaisse du côté inférieur que du côté supérieur. Elles portent deux petites arêtes supérieures, mais sont dépourvues d'arêtes inférieures. L'arrière-chambre fait, par conséquent, défaut ; mais elle se trouve compensée par un assez grand développement de la chambre sous-stomatique, ce qui est encore un caractère constant à signaler.

Tous ces caractères des stomates de la tige se retrouvent intégralement dans la feuille d'une même espèce ; aussi ne décrirons-nous leur développement qu'en faisant l'étude de cet organe.

ECORCE

L'épaisseur de l'écorce varie beaucoup avec les espèces et surtout avec les conditions du milieu.

Quand elle est d'origine primaire, ses membranes cellulaires sont généralement minces, arrondies ou faiblement polygonales, et laissent entre elles des méats (*fig.* 21). Si elle est de nature secondaire, ses cellules sont beaucoup plus grandes ; elles sont de plus allongées dans le sens tangentiel, et plusieurs d'entre elles montrent des cloisons radiales, résultant de divisions récentes. La membrane est moins délicate et plus réfringente que dans l'écorce primaire (*fig.* 22).

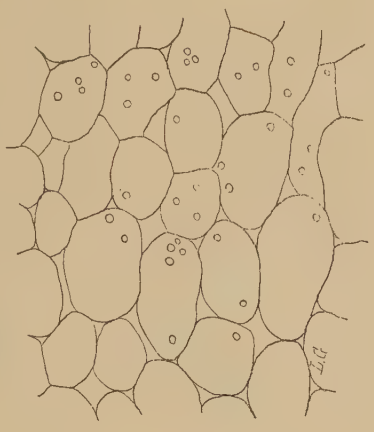


Fig. 21
E. piscatoria Ait. Parenchyme cortical primaire. G = 525.

Chez les herbes, l'écorce est munie dans sa région externe d'un anneau de collenchyme. Il n'y a exception que pour quelques espèces franchement lacustres, comme l'*E. palustris*, ou pour des types de lieux très humides. Presque partout ailleurs, ce collenchyme existe à divers degrés de développement. Pour peu que le milieu soit humide, il se réduit à deux ou trois assises (*E. Peplus, segetalis,* des lieux cultivés). Chez les Euphorbes des climats secs, il constitue un véritable hypoderme, où la chorophylle fait complètement défaut, comme, par exemple, chez l'*E. racemosa*, l'*E. Gerardiana* γ *minor*, l'*E. Portlandica*, l'*E. Tenella*, etc. Dans la dernière espèce surtout, qui est africaine, les membranes ont une grande épaisseur. L'an-

neau externe collenchymateux se retrouve chez l'*E. pubescens*, espèce marécageuse : le collenchyme envahit même la majeure

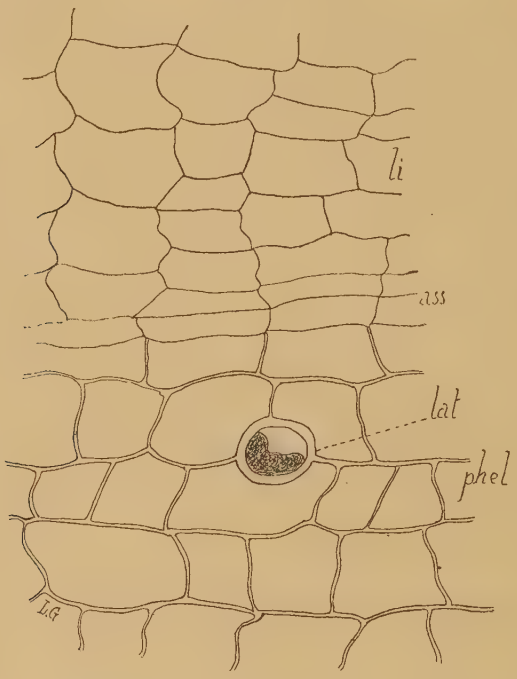


Fig. 22

E. piscatoria Ait. Périderme : *li*, liège ; *ass*, assise génératrice ; *phel*, phelloderme ; *lat*, laticifère d'origine secondaire. G = 525.

partie de l'écorce chez des formes qui peuvent, comme l'*E. Characias* (*fig.* 14) ou l'*E. Broteri*, par exemple, vivre sur les collines arides, aussi bien qu'au bord des cours d'eau, ou se trouvent alternativement placées dans des conditions très variables d'humidité. La présence d'un hypoderme et le grand développement de l'anneau de collenchyme chez ces espèces, sont évidemment des caractères en relation étroite avec leur habitat, et sur lesquels S. Schwendener (1) a un des premiers appelé l'attention.

(1) S. Schwendener, *Die schutzscheiden und ibre verstarkungens*

La gaîne cornée qui revêt la tige paraît la protéger contre la sécheresse du milieu.

On peut être surpris de voir le même caractère exister côte à côte, chez des espèces xérophiles et chez des formes, comme l'*E. pubescens* ou l'*E. Characias*, que l'on rencontre fréquemment dans les lieux très humides. Mais il ne faut pas perdre de vue qu'après des périodes d'humidité, ces plantes traversent presque toujours de longues périodes de sécheresse, et que leur gaîne collenchymateuse réagit sur le milieu, en maintenant béantes, durant ces périodes, les nombreuses lacunes ou les méats de l'écorce.

Ces lacunes du parenchyme cortical sont abondantes, comme on peut s'y attendre, chez l'*E. palustris*, l'*E. pubescens* et les espèces analogues. Mais on les rencontre encore chez un grand nombre d'autres plantes ; aussi, M. Pax s'étonne-t-il avec quelque raison de trouver de grandes lacunes dans l'*E. Myrsinites*, qui, dit-il, est cependant une plante de régions desséchées (1). Mais les Euphorbes montrent une tendance très marquée à la production du parenchyme lacuneux, pour peu que les conditions de vie s'y prêtent. Il suffit que telle espèce xérophile ou passant pour telle, soit placée dans un sol plus humide que de coutume, pour qu'elle forme du parenchyme lacuneux, soit dans toute la tige, soit seulement dans certaines parties (*E. Lathyris, serrata, Myrsinites, Broteri*, etc).

Ces plantes réagissent donc aussi bien contre la sécheresse, que contre une humidité un peu trop intense, et montrent ainsi une grande sensibilité à l'influence du milieu.

Il est très rare de trouver des cellules scléreuses dans

(aus den Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1892, avec 5 pl.) Traduction française de M. Courchet, dans *Revue scientifique*, p. 443-456.

(1) F. Pax, *loc. cit.*, p. 403.

l'écorce. L'*E. racemosa* pourtant en possède une zone épaisse, occupant, sous l'hypoderme et en épaisseur, toute l'étendue de l'écorce. Ces cellules sont globuleuses, à membrane peu épaissie, de couleur jaune-brun et largement rayées.

Contenu cellulaire.— La chlorophylle, toujours abondante dans l'écorce, s'aperçoit dans une zone périphérique formée de trois ou quatre assises de cellules, qui commence, soit immédiatement après l'épiderme, soit seulement deux ou trois assises après lui, s'il y a un hypoderme.

L'amidon se montre sous la forme de petits grains arrondis, qui, en général, n'ont guère plus de 3 ou 4 μ de diamètre. C'est surtout dans la région interne du parenchyme qu'il se met en réserve, et une disposition très fréquente, sur laquelle nous aurons à revenir, est celle où il est localisé dans des cellules spéciales entourant les laticifères.

L'écorce renferme de la résine et du tannin, dans les cellules à chlorophylle, et souvent aussi dans ces cellules qui bordent les laticifères; chez certaines espèces (*E. splendens, cerulescens*) on y remarque des cellules remplies d'une substance fixant fortement le vert d'iode ; ailleurs on peut trouver des éléments à mucilage ou à globules graisseux.

Dans les deux ou trois assises les plus internes de l'écorce de l'*E. splendens,* chaque cellule renferme un gros globule entouré de nombreux grains d'amidons ovoïdes (*fig.* 23). L'Orcanette colore ces globules en un beau rouge, tandis qu'ils sont faiblement colorés par l'acétate de cuivre. Ils paraissent donc de nature résineuse. Ils possèdent une sorte de noyau jaune clair, et sont enveloppés d'une mince pellicule également jaune, et non colorée par les réactifs.

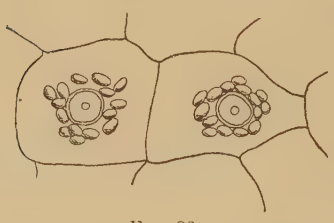


Fig. 23
E. splendens Bojer. Corps ronds et grains d'amidon. G = 525

Ces globules se retrouvent à l'intérieur de la moelle et siègent, par conséquent, de chaque côté de l'anneau libéro-ligneux.

Les produits minéraux ne se rencontrent guère que dans l'écorce des Euphorbes cactiformes. L'*E. splendens* montre néanmoins, dans chacune de ses cellules sous-épidermiques, un petit cristal rhomboédrique, que M. Pax (1) pense être formé d'acide abiétinique. Mais, traités par l'acide sulfurique, ces cristaux fournissent des aiguilles de gypse ; d'autre part, ils sont insolubles dans l'eau et l'acide acétique, très solubles dans l'acide chlorhydrique ; ils présentent donc tous les caractères de l'oxalate de calcium. Ce sel est très rare chez les Euphorbes, il faut le reconnaître, et je n'ai guère pu le caractériser chez d'autres espèces.

Il existe, chez les Euphorbes charnues, d'autres substances minérales qui ne préexistent pas à l'état cristallisé dans leur tige, mais se déposent, à la longue, dans leurs cellules, sous l'influence déshydratante de l'alcool.

Hansen (2) et N. Leitgeb (3), qui les avaient tout d'abord étudiées, s'étaient mépris sur leur nature. En 1893, M. Belzung (4) a, dans un travail remarquable, montré leur véritable constitution, et établi leurs caractères morphologiques. Suivant cet auteur, ces produits sont formés de malophosphate et de malate neutre de calcium.

---

(1) F. Pax, *loc. cit.*, pp. 403-404.

(2) Hansen, *Ueber Sphärokrystalle* (Abeiten der botan. Instit. zu Würsburg, t. III, 1888, pp. 93-99).

— *Ueber die Bedeutung der... Calciumphosphat Ausscheidungen* (Flora, 1889)

(3) H. Leitgeb, *Ueber sphärite* (Mittheilungen aus dem botanischem Institute zu Graz., Heft 2, 1888).

(4) E. Belzung, *Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes* (*J. de Bot.*, 7, 1893, pp. 221-229 et 261-267).

Les formes des concrétions sont différentes suivant le degré de concentration de l'alcool ; aussi convient-il, pour pouvoir suivre les diverses modifications qu'elles présentent, de n'employer que de l'alcool à 65 ou 70 degrés.

Dans ces conditions, on obtient, au bout de vingt-quatre heures de macération des organes, un précipité d'innombrables globules jaunâtres et amorphes, dont quelques-uns sont finement granuleux. Ils sont réunis quelquefois en masses mamelonnées et peuvent se former, soit au centre d'une cellule, soit de chaque côté d'une membrane mitoyenne. Toutes les cellules du parenchyme cortical et de la moelle, ainsi que les laticifères, peuvent en contenir.

Au bout d'une dizaine de jours, l'aspect du tissu a notablement changé. A côté des globules primitifs, dont quelques-uns demeureront sans modifications, se montrent des aiguilles ou de petites lamelles isolées ou rayonnant à la surface des globules eux-mêmes, leur donnant ainsi l'aspect de sphérocristaux.

D'autres fois, ces aiguilles se groupent autour d'un centre, pour former des disques étoilés. Tous ces sphérocristaux sont peu transparents et sans réfringence. Ils représentent, avec les globules, du malophosphate de calcium.

En même temps que ces formes cristallines, on observe à certains endroits de gros et beaux cristaux prismatiques, transparents et fortement réfringents, isolés ou groupés aussi en sphérocristaux, et qui sont du malate neutre de calcium.

Toutes ces formations se dissolvent lentement dans l'eau. Elles sont aussi lentement solubles dans la solution saturée de malate de calcium, à l'exception cependant des cristaux réfringents, qui consistent donc bien en malate de calcium.

Le calcium est facilement mis en évidence par l'acide sulfurique, qui fournit des aiguilles de sulfate de chaux ; l'acide phosphorique, par le molybdate d'ammoniaque, qui donne un

précipité jaune-granuleux de phosphomolybdate. Quant à l'acide malique, M. Marcel Mirande (1) vient d'indiquer une méthode microchimique qui permet sinon de le déterminer d'une façon certaine, du moins d'avoir d'utiles indications sur sa nature. Cette méthode consiste à introduire des coupes de tige ayant macéré dans l'alcool, dans un verre de montre ou un tube à essai, contenant du nitrate d'argent. En chauffant, on obtient une réduction partielle du réactif, et les cristaux noircissent rapidement. Après refroidissement, on place les coupes sur le porte-objet. Si alors on fait passer, sous la lamelle, une goutte d'acide azotique, l'enveloppe noire qui les revêt se dissout, et disparaît instantanément. Il ne reste plus que la masse centrale jaune, qui ne tarde pas à disparaître aussi, en laissant à sa place un résidu granuleux.

Au lieu d'acide azotique on peut employer l'ammoniaque, qui conduit plus lentement au même résultat.

Les plantes où la présence du malate et du malophosphate de calcium a pu être constatée sont, jusqu'à maintenant, peu nombreuses et réparties dans les familles les plus diverses (Euphorbiacées, Filicinées, Solanacées). En ce qui concerne les Euphorbiacées, M. Belzung a signalé leur présence dans les *Euphorbia grandidens*, *cerulæscens*, *resinifera*, *caput medusæ* ; je les ai moi-même reconnus dans les *E. canariensis*, *xylophylloides*, *stapelioides*, *atropurpurea*, et chez quelques autres espèces, que j'aurai l'occasion de citer dans la suite de ce travail. D'autres recherches montreront, sans aucun doute, que la répartition de ces sels est plus générale encore, et viendront ainsi à l'appui de l'opinion de M. Belzung, pour qui le malophosphate de calcium est la forme assimilable de l'acide phospho-

(1) Marcel Mirande, *Contribution à l'étude du malate de calcium et du malophosphate de calcium dans les végétaux* (*J. de Bot.*, XII, 1898, p. 59).

rique, chez les végétaux (l'acide malique tenant en solution, dans la cellule, le phosphate de calcium par lui-même insoluble), de même que le lactophosphate passe pour être une des meilleures formes assimilables de l'acide phosphorique, dans l'organisme animal.

Laticifères. — Les laticifères sont bien plus nombreux dans la tige âgée que chez la jeune tige, à cause de l'abondante ramification des tubes primitivement formés ; mais les régions où ils sont localisés sont similaires.

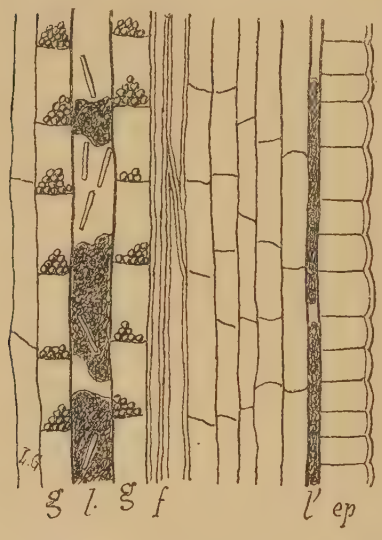


Fig. 24

E. palustris L. Situation des laticifères. *l*, laticifère de la région interne de l'écorce ; *l'*, laticifère sous-épidermique ; *g*, gaine amylacée ; *f*, fibres ; *ep*, épiderme. G = 500.

Dans les plantes herbacées, quand la tige a atteint son complet développement, ils courent verticalement dans les entre-nœuds, derrière les traînées fibreuses ou sous l'épiderme, et ne se ramifient plus ou presque plus (*fig.* 24). Aux nœuds, ils se ramifient, au contraire, abondamment, formant un lacis complexe, d'où partent de nouvelles branches, dont les unes montent dans l'entre-nœud suivant, en parcourant le même trajet que les précédentes, les autres se dirigent vers les feuilles, et longent les faisceaux libéro-ligneux qui traversent l'écorce.

Cette disposition du système laticifère en deux régions n'est pas cependant toujours aussi nette. La zone interne peut s'étendre jusqu'au milieu de l'écorce, comme cela a lieu dans l'*E. Cyparissias* ou l'*E. serrata*, de même que les rameaux externes,

au lieu d'être toujours situés sous l'épiderme, sont parfois contenus dans la seconde ou la troisième assise sous-épidermique. Ils sont, en règle générale, distribués avec assez de régularité parmi ces cellules, et alternent alors avec une ou deux cellules sous-épidermiques ; parfois cependant leur disposition est moins régulière. et il n'est pas rare de voir deux laticifères l'un à côté de l'autre (*fig.* 25).

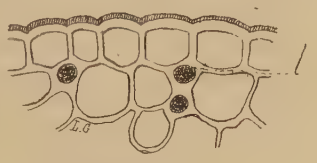


Fig. 25
E. pinea L. *l*, laticifères sous-épidermiques. G = 525.

Dans quelques espèces, le système sécréteur est diffus, dans toute l'écorce ; les laticifères sont distribués sans aucun ordre, entre les cellules du parenchyme cortical (*E. Poggei*, *E. sarmentosa*). A ce point de vue, on ne les rencontre nulle part en aussi grande abondance que dans l'*E. verticillata*.

Les branches, situées vers l'intérieur de l'écorce, sont toujours beaucoup plus grosses que celles de la périphérie, et bien plus facilement reconnaissables par conséquent.

Chez les espèces buissonnantes ou cactiformes, telles que les *E. splendens, caput medusæ, canariensis, cerulescens,* etc., les troncs principaux des laticifères courent autour de l'anneau vasculaire très réduit, non pas seulement dans le sens longitudinal, mais aussi transversalement, et forment des branches tangentielles ou radiales qui se ramifient à leur tour.

Les premiers rameaux ressemblent beaucoup aux troncs principaux, mais les derniers sont très petits. Ceux-ci ondulent à travers les cellules du parenchyme cortical et pénètrent jusqu'à la périphérie, pour atteindre l'épiderme, et là, ou bien ils se terminent immédiatement, ou bien ils se coudent et, après un court trajet, finissent en tubes aveugles.

La membrane des laticifères internes est presque toujours épaissie et très réfringente. Cet épaississement est surtout marqué, chez quelques espèces, comme les *E. Broteri*, *Cyparissias*

splendens. Dans l'*E. grandidens*, il est tel qu'il reste à peine au centre du tube un étroit canal où circule le latex.

La section des rameaux, qui est arrondie ou irrégulièrement polygonale, dans la plupart des cas, peut quelquefois devenir étoilée. La paroi se moule sur la membrane des cellules voisines et forme des angles saillants vers l'extérieur.

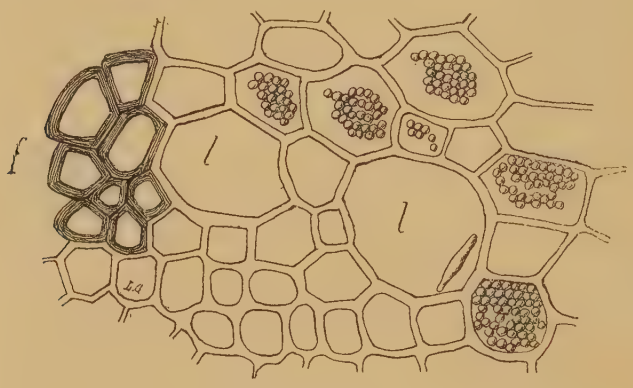


Fig. 26
E. Cyparissias L. Laticifères *l*, au milieu de cellules à amidon ; *f*, fibres. G = 525.

Dans un assez grand nombre d'espèces, les grosses branches internes sont entourées sur tout leur parcours, par des cellules qui diffèrent un peu, par leur forme, des autres cellules de l'écorce. Elles sont plus petites, et disposées sur une ou deux rangées bordant le laticifère. Très fréquemment, ces cellules sont remplies de petits grains d'amidon arrondis, tandis qu'on peut voir, dans la cavité du tube, les bâtonnets d'amidon caractéristiques (*fig.* 26). Sur une coupe longitudinale, cette disposition se retrouve parfaitement, et l'on voit les grains d'amidon disposés, comme des tas de pierres, sur le plancher de la cellule (*fig.* 24 et 27). Au lieu d'amidon, ces cellules annexes du laticifère peuvent contenir, soit de la résine, soit du tannin. Un fait digne de remarque, c'est que la résine, quand elle existe dans ces cellules, ne présente pas des réactions aussi

nettes que la résine différenciée des laticifères. Dans tous les cas, les relations entre les laticifères et ces cellules, la nature

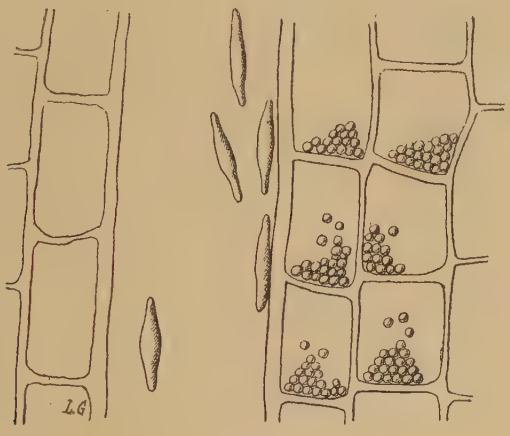


Fig. 27
E. Cyparissias L. Coupe longitudinale montrant la même disposition que la figure précédente. G = 525.

du contenu de ces dernières sont des caractères d'une importance physiologique évidente et sur lesquels j'aurai l'occasion de revenir dans un travail ultérieur.

FIBRES PÉRICYCLIQUES

Aux faisceaux libériens, sont adossés des faisceaux fibreux qui sont, comme on l'a déjà vu (page 43), d'origine péricyclique.

C'est en dehors de ces amas de sclérenchyme, que se trouvent réparties les branches principales des laticifères, à moins cependant que la situation du tissu scléreux ne diffère, plus ou moins, de la disposition normale.

Il peut se faire, par exemple (*E. Gerardiana*), que les fibres péricycliques envahissent presque toute l'écorce et forment

un anneau qui ne s'arrête que non loin de l'épiderme. Dans ce cas, les laticifères distribués dans l'écorce seront pris dans la masse scléreuse. Ailleurs, l'anneau fibreux n'occupe que le milieu du parenchyme cortical (*E. sarmentosa*) et les laticifères demeurent inclus dans le parenchyme, à l'intérieur et à l'extérieur de l'anneau, par conséquent.

Chez quelques plantes cactiformes à tige, non pas massive, mais aplatie, comme l'*E. xylophylloides,* il existe des fibres non dérivées du péricycle et groupées en amas, mais isolées et disséminées dans toute l'écorce et dans la moelle.

Péricycliques ou non, le diamètre de ces fibres, l'épaisseur de leurs membranes, varient beaucoup dans tout le genre et peuvent fournir de bons caractères spécifiques.

Dans l'*E. xylophylloides,* leur section est ronde et laisse voir une membrane très épaisse, munie de nombreuses zones d'accroissement, qui s'étendent autour d'un lumen considérablement réduit. De tels éléments scléreux contribuent, pour une grande part, à donner leur rigidité aux organes.

Partout ailleurs, les fibres sont polygonales, leur membrane est de moyenne épaisseur et délimite une assez grande cavité. Cette membrane se laisse diviser en deux parties : l'une interne, cellulosique, l'autre externe, lignifiée ; elle est, de plus, faiblement ponctuée. Entre deux fibres voisines, les réactifs appropriés mettent en évidence la lamelle mitoyenne formée de composés pectiques. Ces fibres sont toujours très longues et peuvent avoir jusqu'à 2 ou 3 millimètres de longueur. Elles sont cylindriques sur la plus grande partie de leur étendue et se terminent en pointe très effilée.

Le sclérenchyme existe aussi bien chez les plantes ligneuses que chez les herbes et les végétaux cactiformes. Sa présence générale, dans tout le groupe, en fait donc un caractère bien marquant du genre *Euphorbia*. Cependant ce caractère peut, dans certains cas, être modifié par l'adaptation.

On vient de voir que chez les formes charnues, à organes aplatis, il prend un grand développement, et augmente ainsi le système de soutien de la plante. On retrouve encore ce sclérenchyme bien représenté, chez les Euphorbes grasses, à port arborescent ou à port de candélabre, comme l'*E. grandidens ;* mais, il se manifeste à peine ou peut même s'annuler complètement, dans les espèces à tige très massive, telles que l'*E. resinifera* ou l'*E. echinus*. Il est certain qu'ici la densité, l'épaisseur du parenchyme suffisent à maintenir le port des organes.

Les fibres font également défaut chez quelques types ayant végété, soit dans un sol très sec, soit dans un terrain très humide, sans qu'on puisse ici s'expliquer cette particularité. J'ai pu constater leur absence, par exemple, chez des tiges d'*E. Lathyris*, qui s'étaient développées, dans des lieux humides et chez des tiges d'*E. Peplus* africains et de régions arides, leur réduction considérable dans la variété minor de l'*E. Gerardiana*, espèce qui pourtant présente un système fibreux très riche, dans sa forme normale. Il n'en reste pas moins certain que la présence du sclérenchyme à l'extérieur du liber est un caractère assez commun, pour qu'on puisse le considérer comme taxinomique, en se défiant toutefois de telle ou telle condition d'ordre épharmonique pouvant l'influencer.

PACHYTE

Les faisceaux libéro-ligneux secondaires forment, chez presque toutes les Euphorbes, un anneau continu, interrompu seulement par de petits rayons médullaires.

Les conditions de vie sont susceptibles, comme on va le voir, de modifier plus ou moins cette disposition générale. Ce sont tout d'abord les tiges rampantes, chez lesquelles le système

libéro-ligneux se dispose, comme dans le pétiole, la symétrie n'étant plus réalisée par rapport à un axe, mais par rapport à un plan. Dans l'*E. Peplis* (*fig.* 28), où cette manière d'être est très nette, les faisceaux de la partie inférieure de la tige sont plus gros que ceux de la région supérieure, et sont groupés en un seul arc. Au-dessus, sont de petits faisceaux séparés de l'arc inférieur et séparés les uns des autres, par de grands rayons médullaires ; ces faisceaux sont de plus en nombre impair et l'un deux est situé suivant le plan médian. Une telle disposition peut se retrouver chez d'autres espèces rampantes.

Fig. 28
E. Peplis L. Tige. G. = 60 env.

Bien des fois, elle n'est que très faiblement indiquée (*E. Ægyptiaca, prostrata, Chamæsyce*, etc).

Chez les Euphorbes, la structure du pachyte correspond de la façon la plus frappante à ce qui a été signalé dans ces plantes, au sujet des fibres de sclérenchyme : l'anneau libéro-ligneux est remarquablement développé, surtout en ce qui concerne les fibres ligneuses, dans les espèces à tige aplatie, tandis qu'il est fort réduit, ou représenté seulement par des faisceaux très éloignés les uns des autres, chez les formes véritablement charnues.

Liber. — Le liber se caractérise chez les Euphorbes par sa réduction, qui peut être poussée très loin, puisqu'il ne se compose parfois que de deux ou trois assises de petits éléments (*E. prostrata*).

Si, dans de nombreux cas, il se montre bien délimité en faisceaux par des rayons médullaires, les exemples ne sont pas rares aussi où il est diffus tout autour du bois *(E. Characias)*.

Les tubes criblés y sont peu développés, et leur diamètre égale celui des cellules parenchymateuses environnantes. Celles-ci contiennent le plus souvent des substances de nature albuminoïde, sous forme de grosses granulations.

La membrane des éléments du liber est toujours mince, de contour irrégulier, nacrée et brillante, et, dans sa composition, ce sont les composés pectiques qui paraissent dominer.

On observe fréquemment des cloisons qui prennent naissance dans les gros éléments du liber, et les partagent en autant d'éléments nouveaux.

Chez certaines Euphorbes cactiformes, le liber paraît frappé de dégénérescence, à une certaine époque du développement tout au moins ; les cellules anciennes se résorbent et l'on ne trouve plus que leurs membranes serrées les unes contre les autres, et formant de larges taches brillantes. Le fait est manifeste dans *l'E. cerulœscens*, notamment.

Je n'ai jamais rencontré d'éléments scléreux dans les diverses espèces que j'ai étudiées. Trécul (1) cite bien la présence de longues fibres libériennes dans *l'E. xylophylloides* et dans *l'E. rhipsaloides* Ch. Lem. ; mais cette expression de « fibres libériennes » n'avait pas autrefois la signification précise qu'on lui donne aujourd'hui et s'appliquait indifféremment aux fibres qui naissent dans le liber même et aux fibres péricycliques. Tout me porte donc à penser que le liber est dépourvu de

---

(1) Trécul, *Sur les laticifères et les fibres du liber ramifiées dans les Euphorbes* (C. R., 1865, pp. 1349-1351).

sclérenchyme dans le g. *Euphorbia*. C'est un « liber mou », comme l'appelaient les anciens anatomistes.

Cambium. — Les caractères du cambium ont déjà été décrits. On sait qu'il s'étend tout autour du cylindre central. Le méristème qu'il produit entre les faisceaux libériens et les faisceauxligneux et qui, chez les plantes annuelles ou ligneuses, se réduit à deux ou trois assises de cellules, est plus étendu chez les Euphorbes charnues, où il peut avoir jusqu'à sept ou huit assises, intercalées entre les deux faisceaux.

Bois. — Dans l'anneau ligneux, qui entoure la moelle, les vaisseaux sont distribués au milieu d'un sclérenchyme compact. Ils existent même dans les parties âgées, autour de la moelle, contrairement à ce qui a lieu pour d'autres Euphorbiacées (1).

Les petits vaisseaux sont ponctués ou spiralés ; les plus gros sont rayés, et leur sculpture rappelle bien des fois la disposition scalariforme.

Les fibres sont rectangulaires et munies de larges ponctuations. Elles laissent voir, à l'intérieur, une épaisse membrane cellulosique que revêt une membrane lignifiée d'égale épaisseur, et, à l'extérieur, une lamelle de matières pectiques, toujours très distincte, entre deux fibres voisines. Cette dernière s'aperçoit aussi autour des vaisseaux.

La longueur des fibres peut atteindre jusqu'à 269 μ. Vaisseaux et fibres n'ont qu'un faible développement chez les plantes aquatiques. Le bois des *E. palustris*, *pubescens*, *pilosa* ne possède des vaisseaux que vers l'intérieur, et la paroi de ses fibres n'atteint qu'une faible épaisseur.

---

(1) F. Pax, *loc. cit.*, p. 399.

La rareté des vaisseaux, le faible développement des fibres, et, peut-être aussi, de leur membrane, chez les types palustres, sont des modifications adaptationnelles évidentes. N. Gelesnow (1), Vesque (2) et Bœhm (3) ont, en effet, montré que les vaisseaux, comme les fibres, sont des réservoirs d'eau pour la plante.

Il est vrai que les Euphorbes cactiformes, chez qui cet appareil de réserve devrait être très développé, montrent, au contraire, un système libro-vasculaire excessivement réduit. Mais les recherches de Vesque vont encore nous permettre d'expliquer cette anomalie apparente (4).

Les plantes emploient divers moyens pour conserver leur eau de végétation ; mais, selon lui, quand une plante est *amorcée* dans la voie d'une transformation quelconque, en vue de cette mise en réserve, elle n'utilise aucun autre procédé. Or, les végétaux en question sont amorcés dans la voie de la multiplication du parenchyme. C'est par la production de ces nombreuses cellules qu'ils se façonnent des réservoirs à eau. Il n'y a donc aucune raison pour qu'ils se servent, dans un même but, de fibres ou de vaisseaux.

Ce n'est pas seulement de réservoir à eau qu'ils peuvent parfois servir, mais ils paraissent encore faire office de réservoirs

---

(1) N. Gelesnow, *Recherches sur la quantité et la répartition de l'eau dans les plantes ligneuses* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, 3, p. 344-357, 1876).

(2) Vesque, *Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure du bois* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, 3, pp. 358-371, 1876).

(3) Bœhm, *De la cause du mouvement de l'eau dans les plantes* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, XII, p. 233).

(4) Vesque, *L'espèce végétale, considérée au point de vue de l'anatomie comparée*, p. 33.

à latex. Dès 1857, Trécul (1) annonçait que les connexions les plus étroites existent entre les laticifères et les vaisseaux, et que, grâce à cette disposition, les éléments du bois peuvent contenir du latex. Dippel (2) et Hanstein (3), reprenant cette question, quelques années plus tard, arrivaient à une affirmation tout opposée, en ce qui concerne, tout au moins, la communication entre l'appareil sécréteur et les vaisseaux. De nouvelles observations permirent, néanmoins, à Trécul, de maintenir son premier dire, et, en 1865 (4), il citait de nombreux exemples de plantes, où les relations entre ces deux tissus étaient manifestes. M. Pax (5) avoue n'avoir pu constater aucune ouverture mettant en communication les vaisseaux et les laticifères, et, dans cette voie, je n'ai pas été plus heureux que lui. Deux faits restent, cependant, certains malgré ce : c'est qu'il y a dans les vaisseaux un latex bien différencié, et possédant des réactions analogues à celles du suc renfermé dans les laticifères *(fig. 29)*, et que ces mêmes laticifères se dirigent radialement à travers le bois ou les rayons médullaires, pour demeurer en contact

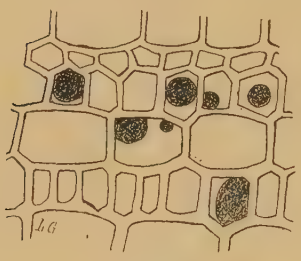


Fig. 29
E. piscatoria Ait. Bois secondaire renfermant de la résine dans ses fibres. G = 525.

(1) Trécul, *C. R. de l'Académie des sciences,* t. XLV, p. 402.

(2) Dippel, *Entschung der milchsaftgefässe und deren stellung in den Gefass bundel system. der milchroren der Gervachse,* Rötterdam.

(3) Hanstein, *Die milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde,* Berlin, 1864.

(4) Trécul, *Rapports des vaisseaux du latex avec le système fibro-vasculaire. Ouvertures entre les laticifères et les fibres ligneuses ou les vaisseaux* (C. R., 1865, pp. 78-82.)

(5) Pax, *loc. cit.*, p. 400.

des éléments ligneux, qu'ils suivent, sur un trajet plus ou moins long.

Cette disposition a été observée par Trécul, dans les *E. globosa*, *helicothele*, *dendroides*, *neriifolia caput*, *medusæ*, *cerulæscens* ; je l'ai moi-même constatée, chez quelques-unes de ces espèces et dans d'autres encore, parmi lesquelles je citerai surtout l'*E. Peplus* et l'*E. piscatoria*. Les relations entre les laticifères et les faisceaux fibro-vasculaires, s'établissent d'ailleurs de fort bonne heure, et alors que les faisceaux sont à peine formés.

Quant à la présence du latex dans le bois, on l'observe presque partout, on pourrait même dire partout, mais avec cette différence que le latex des vaisseaux ne contient, en suspension, que de la résine, et que l'amidon ne s'y rencontre jamais.

Reste à déterminer le phénomène qui amène le latex dans les éléments ligneux. C'est là une question à laquelle il est difficile de répondre pour le moment. Dans tous les cas, si c'est par transfusion à travers la membrane des laticifères, elle peut aussi bien s'effectuer vers les fibres que vers les vaisseaux ; car, bien qu'ayant des parois très épaisses, celles-là sont, comme ceux-ci, munies de larges ponctuations.

Moelle et rayons médullaires

Sauf chez les Euphorbes cactiformes et quelques autres comme l'*E. Peplis*, les rayons médullaires sont toujours unisériés. Ils renferment les diverses substances qui ont déjà été signalées à propos de l'écorce : amidon, résine, tannin.

Certaines espèces (*E. Cyparissias*, *pinea*, *Portlandica*, etc.), possèdent autour des faisceaux de bois, saillants dans la

moelle, une gaine parenchymateuse, que j'ai déjà décrite chez la jeune tige (*fig.* 14). Elle rappelle par plusieurs côtés et surtout, par son contenu cellulaire, le parenchyme du liber externe; mais elle est absolument dépourvue de tubes criblés. Je ne crois donc pas que ce tissu « cambiforme », comme on l'a souvent nommé, puisse être assimilé à un liber interne, ni soit, comme le pense M. Pax (1), un liber rudimentaire marquant le début d'une série de phénomènes qui aboutissent à la production du liber parfait. Il me semble, au contraire, que c'est là simplement un parenchyme de réserve, analogue à la gaine parenchymateuse des faisceaux foliaires.

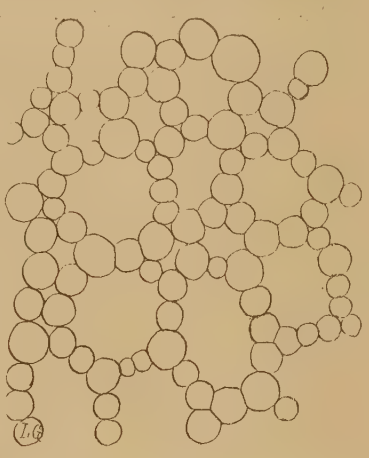


Fig. 30
E. palustris L. canaux aérifères de la moelle. G = 525.

Peut-être ce tissu, fréquemment chargé de résine et d'autres matières ternaires, est-il pour quelque chose dans la présence du latex dans les vaisseaux du bois?

La moelle est presque toujours formée d'un parenchyme à parois minces, laissant entre elles de grands méats. Elle persiste même chez des tiges fortement ligneuses et très âgées, et y demeure très succulente ; de même qu'elle peut se résorber dans les plantes annuelles, en laissant alors une grande cavité au centre de la tige.

Elle est constamment lacuneuse, chez les espèces franche-

---

(1) « ....Ich stehe nicht an, das zuletzt erwähnte cambiform seiner Lage und Beschaffen heit nach, als einer Ersatz für den echten inneren Weichbast... zu betrachten. » (*Loc. cit.*, p. 401).

ment palustres, telles que *E. pubescens, pilosa, palustris* (*fig.* 30). Accidentellement elle peut le devenir tout aussi bien que l'écorce.

Qu'un *E. Lathyris*, un *E. Esula* ou un *E. Pithyusa* vienne à végéter dans un sol humide, il prendra une moelle lacuneuse. Bien que la plupart du temps le tissu médullaire soit parenchymateux, il est cependant des cas où il se sclérifie, et l'on peut trouver tous les passages, depuis la sclérose à peine indiquée, jusqu'à un fort épaississement des parois cellulaires.

Tandis que dans l'*E. Cyparissias*, par exemple, la mem-

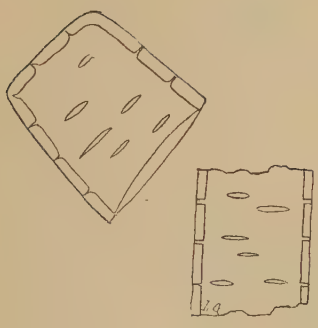


Fig. 31

E. Amygdaloides L. ou *Sylvatica* Jacq. Cellules scléreuses de la moelle. G = 525.

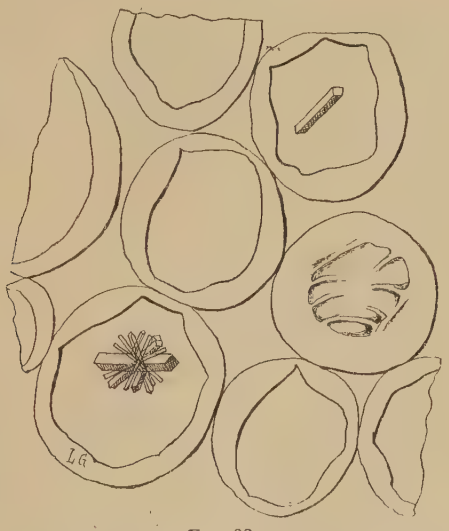


Fig. 32

E. Amygdaloides L. Cellules scléreuses de la moelle, dont quelques-unes renferment des cristaux prismatiques. G = 525.

brane se lignifie seulement tout en demeurant mince, chez l'*E. serrata*, l'épaississement est déjà manifeste, et il s'accuse davantage encore chez l'*E. amygdaloides*, où la moelle est presque entièrement formée de véritables cellules pierreuses.

Ces cellules sont cylindriques, leur axe est parallèle à l'axe de la tige, et elles sont munies, sur les faces latérales surtout, de ponctuations elliptiques, dirigées dans le sens transversal (*fig.* 31). Leurs face supérieure et inférieure portent des proéminences en arcs, qui en augmentent encore la dureté (*fig.* 32).

Contenu cellulaire. — Le contenu cellulaire de la moelle est à peu près le même que celui du parenchyme cortical. Ce sont des substances résineuses ou albuminoïdes, de l'amidon parfois en grains, assez gros et ovoïdes (*fig.* 33). On a déjà vu que le malate et le malophosphate de calcium étaient répandus aussi bien dans l'écorce que dans la moelle, chez les Euphorbes cactiformes. C'est à peu près exclusivement dans la moelle que je les ai observés, dans les Euphorbes herbacées, du moins en ce qui concerne la tige *aérienne*. Dans l'*E. Characias*, le malophosphate de calcium se présentait en petits globules amorphes, tout à fait analogues à ceux des Euphorbes grasses. Chez l'*E. amydaloides*, ces concrétions m'ont paru surtout très caractéristiques. Les tiges conservées depuis plusieurs mois dans l'alcool renferment, dans certaines cellules, des sphéroïdes, d'assez grandes dimensions qui apparaissent dans la coupe, comme des diques de teinte jaune clair, munis au centre d'une

Fig. 33
E. Amygdaloïdes L. Amidon.

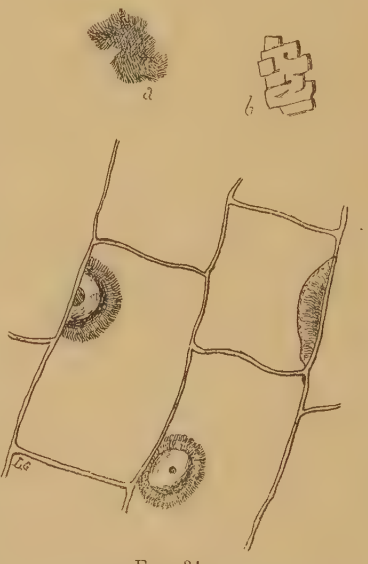


Fig. 34
E. Amygdaloides L. Diverses formes de concrétions calcaires dans la moelle. G = 525.

sorte de noyau et à quelque distance d'un bourrelet ombré (*fig.* 34). Quelquefois ils prennent naissance sur les flancs d'une membrane et sont alors hémisphériques ; ailleurs ils se groupent en nombre, formant de volumineux amas. La structure de ces corps semble tout d'abord homogène ; mais, en faisant varier le point du microscope, on s'aperçoit qu'ils sont revêtus d'une ou deux enveloppes cristallines, formées d'aiguilles très délicates, rendant le sphéroïde presque opaque. Sur les bords, les aiguilles sont disposées radialement. Ces formations se composent donc d'une masse centrale enveloppée dans une tunique cristalline. Il arrive même parfois que la tunique se rompt, et la masse centrale est ainsi mise à nue (*fig.* 35, *a*). C'est principalement dans les cellules parenchymateuses qu'on observe ces sphéroïdes.

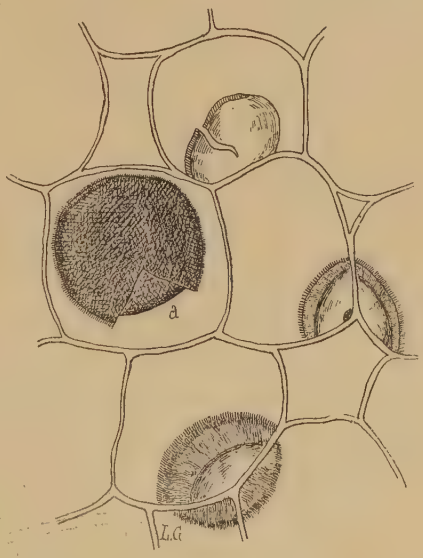


Fig 35

E. Amygdaloïdes L. Cellules de la moelle non sclérifiées, renfermant des sphéroïdes. G. 525.

Dans les cellules sclérifiées s'aperçoivent de gros prismes, réfringents, clivés de façons différentes, à leurs extrémités, tantôt isolés, dans une cellule, tantôt diversement groupés.

Enfin, on peut encore trouver des masses, de forme irrégulière, les unes non réfringentes, composées de fines aiguilles analogues à celles qui revêtent les sphéroïdes (*fig.* 34 *a*), les autres réfringentes, au contraire, et formées de cristaux agglomérés *b*.

Or, si l'on rapproche ces formations cristallines de celles

que M. Mirande a étudiées dans une Nolanacée, le *Nolana paradoxa*, et qu'il a récemment décrites (1), on est frappé de leur ressemblance. L'analyse chimique du suc de cette plante a permis à cet auteur de conclure que les sphéroïdes et les amas non réfringents d'aiguilles sont du malophosphate de calcium avec excès d'acide phosphorique, tandis que les prismes limpides représentent un malophosphate de calcium, avec excès d'acide malique et que les masses réfringentes sont du malate neutre de calcium. Les caractères morphologiques de ces cristaux, et les essais microchimiques que j'ai pu faire, me semblent ici conduire aux mêmes conclusions.

L'*E. serrata* et l'*E. Monteiri* (de l'Afrique occidentale), renferment des cristaux réfringents analogues à ceux dont il vient d'être question. Dans la souche de l'*E. Monteiri*, les amas limpides irréguliers sont si abondants, qu'ils forment une poussière jaune orangé sur une section longitudinale de l'organe desséché, examiné à l'œil nu. Il y a d'autant plus de raison pour penser que c'est bien là du malophosphate de calcium, avec excès d'acide malique, que les indigènes se servent de cette souche pour cailler le lait.

Laticifères. — Certaines Euphorbes renferment des laticifères dans la moelle, provenant soit directement des cellules initiales, soit des ramifications du système cortical. Ces ramifications arrivent à la moelle par la voie des rayons médullaires ou des faisceaux libéro-ligneux. Elles courent ordinairement près des faisceaux ligneux, ne se ramifiant à leur tour que fort peu (Euphorbes cactiformes, *E. splendens*), ou gagnent le centre de la moelle (*E. piscatoria*, *dendroides*), en s'insinuant à travers les espaces intercellulaires ; aussi sont-ils comprimés entre les membranes des cellules qui s'accroissent et se

(1) Marcel Mirande, *Loc. cit.* (*J. de Bot.*, 1898, p. 6, 32, 38, 58)

moulent-ils sur leurs parois (*fig.* 36). Selon Schullerus (1), il serait possible d'établir une classification physiologique des Euphorbes d'après le mode de répartition des laticifères dans la moelle.

Tubercules et rhizomes. — C'est par l'hypertrophie de la moelle, aussi bien que du parenchyme cortical, que se forment les rhizomes et les tubercules chez les Euphorbes. Selon leur volume, ils sont revêtus, soit par une enveloppe de liège (*E. verticillata*), soit par un simple épiderme (*E. dulcis*, *E. angulata*). Le développement du système sécréteur dans les tubercules, est en corrélation avec l'abondance des matériaux mis en réserve. Dans les gros tubercules de l'*E. verticillata* par exemple, où l'amidon est très abondant, les laticifères sont distribués à profusion dans tout le parenchyme, et contiennent du latex en très grande quantité. Ils sont bien moins nombreux, toute proportion gardée, dans l'*E. dulcis*, qui est aussi moins riche en amidon.

Fig. 36
E piscaloria Ait. Laticifères intra-médullaires. G. = 350.

Dans les rhizomes, les laticifères sont répartis de la même façon que dans la tige aérienne. Ils y forment deux zones, l'une sous-épidermique, l'autre incluse dans l'écorce interne.

Le tubercule de l'*E. verticillata* contient des grains d'amidon,

(1) Je n'ai pas pu me procurer le travail auquel je fais allusion, et ne le connais que par les extraits que j'en ai lus dans divers mémoires.

qui diffèrent beaucoup par leur forme, de l'amidon des tiges aériennes. Ces grains sont de deux sortes : les uns, ovoïdes, irréguliers, avec un hile étoilé à une extrémité et des zones d'accroissement allant de ce hile à l'extrémité opposée ; les autres pyriformes ou coniques, tronqués sur un côté, avec un hile circulaire, vers le centre (*fig.* 37). Cette dernière forme rappelle beaucoup l'amidon du rhizome d'une autre Euphorbiacée, le *Manihot utilissima*.

Fig. 37
E. verticillata Pax. Amidon du tubercule. G = 260.

Enfin, tubercules et rhizomes peuvent contenir des cristaux. Ceux de l'*E. angulata*, qui se présentent en mâcles réfringentes, me paraissent être du malate neutre de calcium.

RÉSUMÉ

Caractères taxinomiques généraux. — L'épiderme est simple, toujours formé par une seule assise de cellules.

Les stomates, dépourvues en général de cellules annexes, ne sont jamais à fleur de la cuticule et se trouvent, au contraire, enfoncés plus ou moins profondément au sein de l'épiderme. Ils sont dépourvus d'arêtes internes et, par suite, d'arrière-chambre ; mais, en revanche, la chambre sous-stomatique est toujours grande.

La présence de poils est peu fréquente ; néanmoins, quand il en existe, ils sont allongés, unicellulaires ou pluricellulaires et unisériés.

Le périderme prend naissance, soit dans l'épiderme, soit dans une des assises situées immédiatement au-dessous de lui. Les formations secondaires externes des Euphorbes cacti-

formes, qui ne comprennent que du parenchyme cortical, ont aussi une origine épidermique.

L'écorce n'est pas sclérifiée ou ne l'est que dans quelques cas, par envahissement des fibres péricycliques. Elle est, dans un très grand nombre de cas, le siège exclusif des laticifères qui y sont localisés, tantôt en deux cycles : l'un sous l'épiderme ou dans les deux ou trois assises sous-jacentes ; l'autre vers l'intérieur du parenchyme, autour des faisceaux fibreux ou rarement dans ces faisceaux eux-mêmes ; tantôt en une zone unique, dont les divers éléments sont disséminés parmi les cellules parenchymateuses.

Le pachyte ou anneau libéro-ligneux secondaire est continu, sauf chez certains types cactiformes. Ses faisceaux sont adossés à des faisceaux de fibres, dont le degré de développement est variable.

Le liber est dépourvu de sclérenchyme et ses divers éléments sont d'un petit diamètre. Quant au bois, il est très riche en fibres scléreuses. Liber et bois sont traversés par de petits rayons médullaires unisériés.

La moelle est formée, dans la plupart des cas, d'éléments à parois minces. Elle contient quelquefois des laticifères disposés ordinairement vers la périphérie.

Ce qu'il y a de plus important à noter, au point de vue du contenu cellulaire, c'est la présence du tannin et de résine, dans les cellules des parenchymes, la disposition d'éléments riches en amidon, autour des troncs laticifères de l'écorce, la présence de cristaux prismatiques de malate de calcium, ou de sphéroïdes de malophosphate de calcium dans les parenchymes d'un certain nombre d'espèces (Euphorbes cactiformes, *E. sylvatica*, *serrata*, *Monteiri*, *angulata);* enfin la production de résine dans les vaisseaux ou les fibres du bois.

Caractères spécifiques. – La comparaison des épidermes, de leur cuticule et de leurs diverses parois; l'étude des poils, l'étude des stomates munis ou non de cellules annexes ; la pré-

sence d'un hypoderme ; la forme des laticifères et leur mode de répartition ; la structure et l'étendue des faisceaux de fibres ; la forme du pachyte après développement complet, la nature de la moelle, fourniront de bons caractères pour la distinction des espèces.

Caractères épharmoniques. — Les plantes xérophiles se font remarquer par l'épaississement et la différenciation très avancée de la cuticule, l'épaississement aussi des diverses parois de l'épiderme ; par la présence d'un hypoderme ou d'une gaine externe de collenchyme. Cette gaine se retrouve chez les plantes dont les conditions de vie sont variables, et peuvent passer d'une grande humidité à une sécheresse très prononcée. Dans le cas de végétaux absolument xérophiles, la gaine paraît préserver la plante contre une transpiration trop active ; dans le second cas, elle a, en outre, pour but de maintenir ouverts les méats du parenchyme, durant les périodes de sécheresse.

L'adaptation aux conditions de sécheresse est plus manifeste encore chez les Euphorbes cactiformes, où la réaction vis-à-vis du milieu se fait par un autre moyen : le grand développement du parenchyme cortical et de la moelle fonctionnant comme réservoirs d'eau.

Chez les types palustres, la présence du parenchyme lacuneux est habituelle ; on y observe aussi une réduction notable du tissu ligneux, fibres ou vaisseaux.

Accidentellement, des lacunes peuvent se former dans l'écorce ou la moelle, lorsqu'une plante ordinairement xérophile se trouve transportée dans un endroit très humide.

Accidentellement aussi, les fibres peuvent faire défaut autour du liber, sans qu'il soit possible, ici, de préciser les causes extérieures qui amènent de telles modifications dans la structure de la tige.

La position couchée des tiges rampantes entraîne l'asymétrie des faisceaux libéro-ligneux, et détermine une disposition qui rappelle la structure du pétiole.

CHAPITRE II

RACINE

La racine terminale des Euphorbes est persistante et s'enfonce plus ou moins profondément dans le sol, produisant, sur son trajet, un petit nombre de radicelles. C'est donc une racine pivotante.

Comme pour la tige, c'est tout d'abord dans la plante en voie de germination que j'ai examiné la structure de la racine ; j'en ai ensuite étudié l'anatomie comparée, dans l'organe complétement développé.

I. — Anatomie générale

A. Structure primaire. — *Assise pilifère.* — Les tissus primaires se différencient rapidement, et dès le début de la germination on peut apercevoir, à peu de distance de la coiffe, une zone pilifère assez étendue. Avant de former des poils, les cellules de cette région externe de la racine ont une section transversale carrée, tandis que leur coupe longitudinale est trois ou quatre fois plus longue que large. Toutes ces cellules, ou presque toutes, s'allongent en un long poil dont la longueur peut atteindre la moitié du diamètre de la racine. Ces poils sont toujours simples, tubuleux, sans ramifications.

Ecorce et endoderme. — Sous l'assise pilifère, s'étend l'assise

subéreuse, à grandes cellules hexagonales, alternant régulièrement avec celles de l'assise pilifère.

Le parenchyme cortical est peu étendu et possède tout au plus 7 ou 8 assises de cellules à ce moment-là. Il est assez fréquemment partagé en deux zones : une zone externe, à cellules irrégulièrement arrondies et ne laissant entre elles aucun méat ; une zone interne, à cellules hexagonales disposées en séries radiales et laissant à leurs angles de petits méats quadrangulaires.

Chez un certain nombre d'espèces, cette seconde zone fait défaut, et tout le parenchyme est formé de grandes cellules rondes et irrégulièrement disposées.

Les caractères de l'endoderme sont, ici aussi, comme dans la tige, assez variables, selon les espèces étudiées. Tantôt c'est l'endoderme typique avec ses cellules cubiques et ses plissements subérisés, encadrant entièrement la cellule et se traduisant, sur les faces supérieure et inférieure, par de fines stries, sur les faces radiales, par des épaississements qui occupent la région moyenne de la membrane ; tantôt les plissements sont localisés sur les parois radiales seulement ; tantôt, enfin, ils font complètement défaut, et, dans ce cas, la cellule endodermique, au lieu d'avoir une forme cubique, a quelquefois la forme d'un prisme droit à base carrée, dont le grand axe est dirigé dans le sens longitudinal. C'est surtout chez les Euphorbes cactiformes que ce dernier cas se présente. Les plissements de l'endoderme ne sont, d'ailleurs, quand ils existent, qu'un caractère très fugace. Ils disparaissent en effet rapidement, et il est bien rare qu'on les retrouve, dans une racine adulte, où, comme on le verra, ils ne laissent aucune trace et ne sont même jamais remplacés par un épaississement de la membrane. Aussi, si l'endoderme est assez facile à distinguer dans une racine jeune, soit par les plissements caractéristiques, soit par la forme et la grandeur de ses cellules, il

n'en est plus de même dès que cette racine a atteint un certain âge, cette assise ne se différenciant plus alors, par aucun indice, des tissus qui l'entourent.

Péricycle. — Le péricycle est représenté par une seule assise de cellules, plus petites que celles de l'endoderme. La majeure partie d'entre elles alternent avec ces dernières ; mais, comme pour la tige, cette alternance est loin d'être régulière.

Ce qui, au point de vue histogénique, caractérise surtout le péricycle, c'est la facilité avec laquelle il se différenciera plus tard, en épaississant et lignifiant plus ou moins ses membranes, tandis que l'endoderme, au contraire, on vient de le voir, perd de bonne heure toute trace de différenciation.

Faisceaux. — Contre cette assise sont adossés, toujours en petit nombre, les faisceaux conducteurs. On peut compter le plus souvent deux ou quatre faisceaux libériens, alternant avec deux ou quatre faisceaux ligneux. Quand la racine est binaire, les deux faisceaux ne tardent pas à se rejoindre au centre, partageant ainsi le cylindre central en deux moitiés égales.

Dans le liber, les tubes criblés sont de dimensions très réduites et leur diamètre transversal ne dépasse pas celui des cellules du parenchyme environnant. Le bois est formé de petits vaisseaux, parmi lesquels on remarque surtout des éléments spiralés, annelés vers l'extérieur, ponctués vers le centre.

La moelle est formée de grandes cellules rondes, laissant entre elles de nombreux méats.

Quant aux laticifères, comme cela a été dit à propos de la tige, ils prennent leur origine dans des cellules situées au nœud des cotylédons, et qui, s'allongeant en même temps que la racine, vont se terminer en tubes aveugles, dans le méristème du cône végétatif à la limite du cône et de la coiffe. Ils sont répartis le plus généralement en deux zones : l'une située sous l'assise subéreuse, avec les cellules de laquelle les laticifères alternent, d'une façon plus ou moins régulière ; l'autre,

comprise tout autour du cylindre central, dans la région du péricycle. Quelques espèces, assez rares d'ailleurs, possèdent un troisième cycle de laticifères, bordant le parenchyme médullaire.

B. Structure secondaire. — *Pachyte.* — A peine les poils sont-ils tombés de la racine que le cambium entre en activité et donne une masse de bois, au centre de laquelle les petits faisceaux ligneux primaires refoulés par les nouveaux tissus se distinguent facilement. La moelle, totalement envahie par les formations secondaires, disparaît de bonne heure. Quant au liber, il forme autour du bois un anneau étroit dans lequel la division en faisceaux n'est pas toujours bien distincte.

Périderme. — Ce n'est qu'après la transformation du système libéro-ligneux que se développe le périderme.

Dans la plupart des cas, l'assise génératrice externe est l'une des trois assises périphériques de l'écorce. Quelquefois, cependant, comme dans l'*E. Cyparissias*, c'est beaucoup plus profondément et fort près du liber qu'elle se trouve.

Dès que l'assise génératrice est constituée, elle fonctionne rapidement en donnant du liège vers l'extérieur, tandis que le phelloderme se forme avec beaucoup de lenteur ; parfois même, il ne prend naissance que beaucoup plus tard.

Le tissu subéreux, presque toujours très réduit, prend une importance beaucoup plus considérable dans les Euphorbes cactiformes. Ici, la racine devient très grosse et pour suivre cet accroissement en surface, les tissus externes doivent se renouveler plusieurs fois. Des assises génératrices nouvelles naissent ainsi en dessous de la première, et, au lieu d'être concentriques avec elle, elles forment des arcs convexes vers l'intérieur.

Le liège qu'elles produisent amène la destruction de tous les

tissus externes qui s'exfolient sous forme de plaques et constituent un rhytidome écailleux.

II. — Anatomie comparée

Liège. — Les parois du tissu subéreux revêtent, dans la racine, les mêmes caractères que dans la tige. Elles ont une teinte jaune-clair et sont généralement minces. Il arrive, néanmoins, que les membranes des assises internes sont plus épaisses que celles de l'extérieur ; le fait s'observe dans l'*E. amygdaloides* en particulier.

Ecorce. — L'écorce n'est pas très développée surtout si l'on compare son étendue avec celle du bois. Elle ne présente plus, chez la racine âgée, aucune division en deux zones distinctes, et il est rare que l'endoderme ait conservé ses plissements (*E. Lathyris*). Qu'elle soit d'origine primaire ou secondaire, son parenchyme est formé de grandes cellules, laissant entre elles de petits méats. Leurs parois sont minces chez les plantes de lieux humides ; elles présentent, au contraire, un certain épaississement, chez les formes xérophiles, où il y a tendance à la production de collenchyme.

Dans quelques espèces, peu nombreuses d'ailleurs (*E. amygdaloides, E. Cyparrisias*), ce parenchyme, primitivement délicat, se sclérifie avec l'âge, par la formation de cellules pierreuses, qui s'étendent dans toute la partie moyenne de l'écorce. Toutes ces cellules sont fortement lignifiées, et fixent avec énergie les réactifs du bois : vert d'iode, fuchsine, etc. Elles sont, en outre, munies de ponctuations nombreuses, qui se traduisent sur la coupe, sous forme de fins canalicules. Examinées transversalement, elles offrent un contour rectangulaire ou ovale ; tantôt on les voit isolées dans le paren-

chyme, tantôt, au contraire, groupées par deux ou trois. En section longitudinale, leur forme est celle d'un rectangle très allongé ou d'un fuseau.

Si l'on en suit le développement progressif, on remarque, dans l'*E. amygdaloides* surtout, que l'épaississement de la membrane ne se fait pas d'une façon uniforme. Il porte tantôt sur une paroi de la cellule, tantôt sur l'autre. La paroi, qui est ainsi en voie d'épaississement, achève de se sclérifier, tandis que les autres demeurent tout à fait minces. Puis, le même phénomène se reproduisant pour les autres parois, la sclérification finit ainsi par être homogène tout autour de la cellule.

Ailleurs, les cellules scléreuses sont remplacées par de longues fibres, qui naissent tout d'abord par transformation du péricycle, et en face des grands faisceaux libéro-ligneux. Il se fait de la sorte des arcs de fibres péricycliques, marquant le début de la différenciation du parenchyme extra-libérien. Cette différenciation marche ensuite du centre à la périphérie, et bientôt toute l'écorce est parsemée de ces éléments, qui lui donnent plus de résistance. Ces fibres arrondies ou polygonales ont un diamètre transversal très petit. Elles sont lignifiées, mais ne présentent jamais aucune sculpture et caractérisent surtout les Euphorbes ligneuses, telles que les *E. dendroides*, *piscatoria*.

Enfin, on peut trouver côte à côte, des cellules scléreuses et des fibres, vers le collet de la racine notamment.

Les plantes des sables et les autres espèces des lieux très secs, montrent presque toutes une écorce plus ou moins collenchymateuse.

L'*E. Peplis*, qui croît abondamment sur toute la côte méditerranéenne, enfonçant dans le sable sa longue racine terminale et étendant à la surface ses rameaux en rosace,

montre dans le jeune âge, tout au moins, un parenchyme épaissi (*fig.* 38).

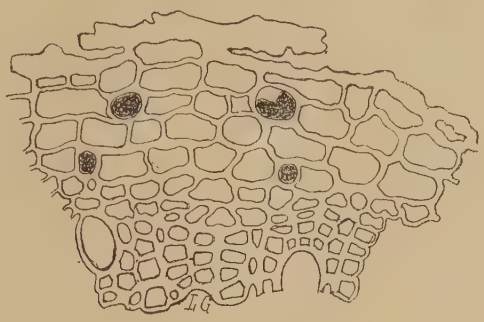


Fig. 38

E. Peplis L. Parenchyme cortical épaissi de la jeune racine. G. = 350

A mesure que les tissus secondaires se développent et que le liège, d'une part, et le bois, de l'autre, deviennent plus étendus, le nouveau parenchyme qui vient s'ajouter à l'écorce primaire a des parois de plus en plus minces, et, si l'on fait une coupe, dans une racine très âgée, c'est seulement vers l'intérieur qu'on aperçoit des membranes épaisses, toute l'écorce externe demeure délicate.

Il en est de même dans l'*E. Pithyusa* et dans l'*E. Paralias*, qui croissent également dans les sables de la Méditerranée. Chez ce dernier l'écorce primaire n'est pas toute collenchymateuse, et l'épaississement du parenchyme ne porte que sur un anneau de cellules situé au-dessous du liège ; encore convient-il d'ajouter que cet épaississement est peu accusé.

Chez les espèces de régions sèches, mais non sablonneuses, plantes de terrains arides (*E. pinea*) ou fixées dans les creux des rochers (*E. Gerardiana* γ *minor*, *E. Chamæbuxus*) cette modification du parenchyme est plus profonde encore.

Les parois peuvent être épaissies dans toute l'étendue de l'écorce, ou seulement vers l'extérieur, mais dans tous les cas, le tissu cortical est très serré et l'épaississement, toujours nota-

ble, persiste pendant toute la durée de la racine ; à mesure que de nouvelles assises de phelloderme se forment aux dépens de l'assise génératrice externe, ce phelloderme devient de plus en plus collenchymateux, de telle sorte qu'il y a toujours, à la périphérie de l'écorce, un manchon résistant.

Nous avons établi déjà les rapports reliant ces particularités anatomiques avec les conditions extérieures. Ici, de même que dans la Tige, la gaîne cornée qui entoure l'organe paraît destinée à le protéger, contre la sécheresse du milieu.

Toutefois, chez les Euphorbes des sables, l'épaississement de l'écorce semble plutôt lié à la nature sablonneuse et mouvante du terrain qu'à la sécheresse. Et le fait acquiert plus de vraisemblance encore, si l'on se rappelle, qu'en raison même de la mobilité de ce substratum et de son peu de richesse en principes nutritifs, la racine s'enfonce profondément dans le sol. Or, dans ses parties profondes, la sécheresse du sable n'est pas telle que l'enveloppe de liège ne suffise à protéger l'organe. Mais tant que cette enveloppe demeure délicate, l'épaississement des parois cellulaires permet aux cellules et aux méats de l'écorce de conserver leur forme.

Dès que la tunique subéreuse a atteint assez de consistance pour remplir le même rôle, l'effet est supprimé en même temps que la cause, et les nouvelles assises corticales demeurent avec des parois minces.

Contenu cellulaire. — Le parenchyme cortical est souvent riche en amidon, dont les grains sont petits et arrondis.

Dans l'*E. palustris*, c'est sous forme de gros grains, au contraire, que l'amidon se présente. Ils sont de deux sortes, contenus côte à côte dans les mêmes cellules ; les uns sont ronds avec un hile étoilé au centre ; les autres sont coniques avec un petit cercle dans l'intérieur. Ces derniers rappellent beaucoup l'amidon de *Manihot utilissima*. J'ai déjà signalé des

grains analogues dans certains rhizomes ; c'est donc là une forme assez fréquente de l'amidon mis en réserve, dans les organes souterrains des Euphorbiacées.

Le parenchyme cortical peut renfermer aussi des substances résineuses, que la teinture d'Orcanette colore en rouge et l'acétate de cuivre en vert émeraude.

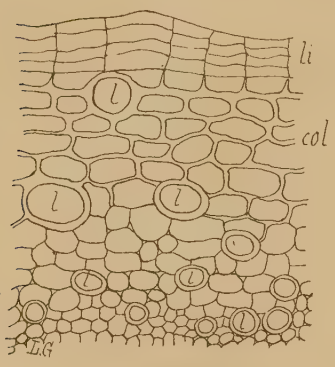
Enfin, j'ai pu constater chez quelques espèces (*E. Peplis*, *Lathyris*, *amygdaloides*, *piscatoria*) la présence de sphéroïdes entourés d'un manteau cristallin, et qui, autant que j'ai pu en juger par leur aspect et leurs réactions microchimiques, m'ont paru être du malophosphate de calcium. J'ai cru reconnaître également, dans l'*E. palustris*, des mâcles de malate de calcium.

Laticifères. — Les laticifères sont toujours localisés dans le parenchyme cortical. Quoique parfois ils soient assez difficiles à reconnaître, leur aspect étant très peu différent de celui des cellules voisines, ils se laissent distinguer pourtant dans la plupart des cas, grâce à leur contour nettement arrondi ou elliptique, à leur membrane brillante et nacrée comme le liber, plus ou moins épaisse, selon le diamètre des tubes, à leur contenu résineux, que les deux réactifs déjà nommés colorent très bien.

Leurs dimensions varient souvent suivant les espèces. De 12-15 μ de diamètre dans l'*E. Lathyris*, ils peuvent atteindre jusqu'à 50 μ dans l'*E. amygdaloides* ou l'*E. prostrata*.

Ils siègent exclusivement dans le parenchyme cortical, et, d'une manière générale, on les trouve répartis suivant deux zones : l'une située autour du liber ; l'autre immédiatement au-dessous du liège. Chez quelques espèces, on rencontre d'autres laticifères, entre ces deux zones (*fig.* 39) et l'appareil sécréteur se trouve ainsi distribué dans tout le parenchyme cortical.

Les Euphorbes de la section *Anisophyllum,* telles que l'*E. Peplis*, *prostrata*, *Ægyptiaca*, *Preslii*, *Chamæsyce*, *Poggei*, etc., se font remarquer par une disposition assez spéciale


li
col
l
l
l

grand nombre d'espèces, il constitue au centre de cet organe un cylindre compact, dans lequel se distinguent seulement quelques petits rayons parenchymateux, formés d'une ou deux rangées de cellules. C'est le type le plus répandu (*E. Peplis*, *E. sylvatica*, par exemple). Ailleurs, le système libéro-ligneux renferme de larges rayons de parenchyme, d'inégales dimensions, disposés autour du centre d'une façon irrégulière et qui, se prolongeant autour du liber, se dilatent en éventail en arrivant dans l'écorce (*E. Cyparisias, E. piscatoria*, etc.).

Le *liber* ne renferme ni fibres ni cellules scléreuses. Ses éléments sont tous de petites dimensions et possèdent des parois irrégulières et sinueuses. Ces parois sont blanches et brillantes, minces dans la plupart des cas, mais pouvant cependant s'épaissir par places et former en se confondant des taches très réfringentes, au milieu du liber (*E. serrata*, *piscatoria*).

Les vaisseaux du *bois* sont surtout ponctués ou rayés, et parfois les rayures sont si larges et si régulières, qu'elles rappellent beaucoup la structure scalariforme si caractéristique chez les cryptogames vasculaires. Les fibres ont une paroi très épaisse et sont fortement ponctuées. Le parenchyme ligneux est peu abondant, d'une manière générale. Quelques exceptions à cette règle sont cependant à signaler.

Chez les formes lacustres, dont l'*E. palustris* L. est certainement un des meilleurs types, les racines sont renflées dans leur partie moyenne en forme de tubercules, tandis que la pointe demeure effilée. Cette augmentation de volume se fait surtout par le grand développement du parenchyme ligneux, dont les éléments prédominent dans le bois et prennent la place des fibres et des vaisseaux.

De plus, tout ce qui est parenchyme, que ce soit écorce ou cylindre central avec ses rayons, est abondamment pourvu de gros grains d'amidon et constitue, pour la plante, une véritable réserve amylacée.

Cette réduction des vaisseaux et des fibres a déjà été signalée pour la Tige et j'en ai donné l'explication (p. 71).

On peut encore constater ce grand développement du parenchyme ligneux, dans quelques espèces isolées et habitant d'ailleurs les régions les plus diverses. Il est notamment manifeste dans *E. gerardiana* γ *minor*, où le parenchyme forme des zones concentriques à cellules chargées de résine, alternant avec des zones ligneuses.

Comme dans la tige on observe fréquemment la résine dans les vaisseaux ou les fibres ; mais ici, je n'ai jamais pu découvrir aucune trace de laticifères pénétrant dans le bois.

Euphorbes cactiformes. — Le mode de vie des Euphorbes charnues, qui donne à leur tige un port, un facies si remarquables, retentit aussi notablement sur la racine et lui imprime des caractères tels, qu'il convient d'étudier ce petit groupe à part.

Chez ces végétaux, les racines sont très nombreuses ; les plus âgées peuvent devenir très grosses. Ces racines principales portent des radicelles d'une grande longueur, minces et presque filiformes, qui peuvent s'insinuer dans les moindres interstices du sol ou des rochers arides, sur lesquels végètent ces plantes.

Ces longues racines portent, à leur tour, de petites radicelles, qui ont toutes la même dimension et atteignent tout au plus sept ou huit millimètres de long. Elles sont insérées perpendiculairement aux organes qui les portent et sont très rapprochées les unes des autres. A mesure que la racine s'allonge il en naît de nouvelles sur ses flancs, tandis que les plus anciennes tombent en laissant une cicatrice toujours reconnaissable.

Ces petites radicelles pénètrent et s'implantent jusque dans les moindres anfractuosités du sol.

Par leur mode d'insertion sur les racines qui les portent,

elles rappellent assez les piquants de certaines tiges, ou les racines-crampons d'un rameau de lierre.

En les examinant de plus près, j'ai pu me convaincre que leur rôle est tout autre.

Sur toute leur longueur elles sont munies de longs poils absorbants. Et ici, ce ne sont pas les poils qui tombent au fur et à mesure qu'ils sont usés : c'est la radicelle tout entière qui meurt quand elle a achevé sa fonction physiologique.

Il semble donc qu'il y ait là une adaptation toute spéciale aux conditions de vie des Euphorbes cactiformes.

Pour que les moindres quantités d'eau et de sucs nutritifs puissent être mises à profit par la plante, celle-ci augmente démesurément la surface de son système absorbant. Cette augmentation de surface est obtenue, d'abord par la multiplicité des longues racines dont le rôle, presque exclusivemnt mécanique, est surtout de s'enfoncer profondément dans le sol et, ensuite, par la formation, sur ces *racines-supports*, de nombreuses *racines-suçoirs*, entièrement couvertes de poils absorbants (1).

Les caractères anatomiques de ces végétaux ne sont pas moins intéressants à signaler que leurs caractères morphologiques.

Les longues racines se font remarquer par le grand développement du liège et la réduction du parenchyme cortical et du liber. Dans l'écorce très réduite, les laticifères sont exces-

---

(1) M. Van Tieghem vient de signaler, à propos du *Simmondsia*, un fait qui a la même portée physiologique. La racine de cette plante désertique est, selon lui, pourvue de poils lorsqu'elle se développe dans le sol aride des collines natales ; mais cultivée au Muséum, elle s'en montre entièrement dépourvue. (*Sur le genre Simmondsia. J. de Bot.*, t. XII, n° 7, 1898, p. 108).

sivement nombreux, disséminés partout. Leur contenu très abondant, leur large section les signalent tout de suite à l'attention. Le bois, très étendu, est sillonné par des rayons de parenchyme étroits et fort nombreux. Il est formé d'éléments relativement minces, dont la sclérose et la lignification sont peu avancées et parmi lesquels les grands vaisseaux sont rares.

Quant aux *racines-suçoirs*, elles ne présentent jamais de formations secondaires, et ce fait est intimément lié à leur fonction exclusivement absorbante.

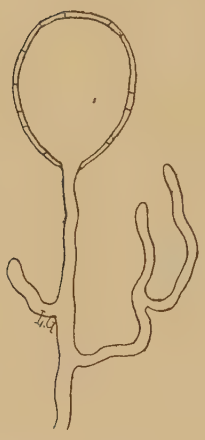


Fig. 41.

E. grandidens Haw. Gros tronc laticifère d'une radicelle coupé transversalement. La section est faite suivant le plan d'insertion d'une des nombreuses ramifications qui s'insinuent à travers le parenchyme cortical. G = 525.

Elles montrent une assise pilifère, dont toutes les cellules se prolongent en poils filamenteux, une assise subéreuse à grandes cellules, trois ou quatre petits faisceaux libériens et ligneux, dans leur cylindre central. Mais le fait anatomique le plus saillant est assurément la présence, dans leur parenchyme cortical, de laticifères énormes et abondamment ramifiés.

Ces gros troncs laticifères peuvent se rencontrer indistinctement sur tous les points de l'écorce, qu'ils parcourent dans différentes directions ; leur membrane est très faiblement épaissie et munie de petites ponctuations. Sur ces grosses branches en naissent d'autres toutes petites qui se ramifient à leur tour, se coudent plusieurs fois, s'insinuent parmi les cellules du parenchyme, puis viennent se terminer en tubes aveugles contre leurs parois (*fig.* 41).

RÉSUMÉ

Caractères taxinomiques généraux. — Le périderme est faiblement développé, sauf en ce qui concerne le liège, très étendu chez les plantes cactiformes.

Dans l'écorce réduite ne se montrent le plus souvent que des cellules à parois minces. On y rencontre de longues fibres chez les espèces ligneuses. Les cellules scléreuses sont rares.

Les laticifères, peu nombreux, sont localisés dans le parenchyme cortical où ils sont presque toujours distribués suivant peux zones : l'une située contre le liber, l'autre contre le liège. Cette disposition est surtout manifeste dans la section *Anisophyllum*, où les laticifères du cycle externe sont beaucoup plus larges que ceux de l'intérieur.

L'amidon, le tannin, la résine, le malophosphate de calcium peuvent se trouver dans les cellules de l'écorce.

Le *péricycle* est simple et parenchymateux, sauf chez les plantes ligneuses où il est fibreux.

Le pachyte ou zone libéro-ligneuse secondaire occupe la majeure partie de l'épaisseur de la racine. Il est, le plus souvent, massif et à peine interrompu par des rayons de parenchyme, formés d'une seule rangée de cellules ; quelquefois découpé en grands faisceaux par de larges rayons.

Le liber forme un anneau étroit autour du bois. Il est toujours à parois minces et dépourvu d'éléments du sclérenchyne.

Le bois est remarquable par la présence presque constante de résine, dans ses vaisseaux ou ses fibres.

Caractères spécifiques. — La structure de la racine est trop homogène dans tout le groupe pour pouvoir fournir des caractères distinctifs des espèces.

Caractères épharmoniques. — Toutes les plantes xérophiles,

les Euphorbes cactiformes exceptées, se font remarquer par l'épaississement total ou partiel des membranes du parenchyme cortical.

Chez les Euphorbes cactiformes, cet épaississement n'existe pas. Il est remplacé par un suber puissant qui enveloppe l'organe, s'accroît et se renouvelle sans cesse.

L'épaississement s'étend sur toute l'écorce ou n'intéresse qu'un anneau externe de cellules, chez les plantes des terrains meubles. Mais il n'est que temporaire et paraît cesser dès que le squelette central, représenté par le bois, et l'enveloppe protectrice du liège sont suffisamment développés pour permettre aux parties molles : parenchyme et méats, de conserver leur forme, malgré la nature mouvante du sol. L'écorce y est notablement reduite.

Les types palustres ont des racines demi-tuberculeuses, renflées dans leur partie moyenne par suite de l'hypertrophie du parenchyme cortical et ligneux, qui deviennent de véritables magasins à réserve, tandis que tout l'appareil fibro-vasculaire est considérablement dégradé.

Chez les Euphorbes cactiformes, l'adaptation à un terrain presque constamment desséché est plus prononcée et se manifeste sur le système radiculaire tout entier. Les racines secondaires sont nombreuses, grêles, et prennent une grande longueur. L'écorce y est réduite, ses parois cellulaires sont délicates, mais le suber est, en revanche, très étendu et les laticifères y sont très développés.

Ces racines se répandent dans le sol sur une surface considérable et portent, sur la plus grande partie de leur longueur, de petites *racines-suçoirs* dans lesquelles le système laticifère est aussi fort complexe.

CHAPITRE III

FEUILLE

Anatomie comparée

PETIOLE

Le pétiole des Euphorbes est toujours très court et peut même parfois s'annuler complètement. Il a la forme d'un cylindre aplati et est creusé d'une gouttière sur sa face supérieure.

Chez les espèces de la section *Anisophyllum*, notamment, il est parcouru par un système libéro-ligneux arqué, dans lequel

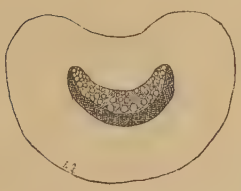


Fig. 42
E. Peplis L. Pétiole.
G = 50

Fig. 43
E. Myrsinites L. Pétiole.
G = 40 env.

les faisceaux sont soudés les uns aux autres (*fig.* 42). Tout autour, s'étend un parenchyme au milieu duquel on ne distingue aucun élément scléreux. Les amas fibreux de la tige ne se continuent donc pas dans le pétiole.

Dans l'*E. Peplis*, le parenchyme contient de nombreux globules amorphes de malophosphate de calcium.

Chez les herbes dressées, il y a généralement trois ou quatre faisceaux éloignés les uns des autres (*fig.* 43) ; le pétiole est, de plus, entouré par une gaîne plus ou moins développée, de collenchyme, qui peut, de la périphérie au centre, passer insensiblement à du parenchyme lacuneux (*E. Myrsinites*).

Les laticifères affectent la même disposition que dans la tige. Les gros troncs sont rangés sous l'arc libéro-ligneux et les petites branches courent sous l'épiderme.

Aiguillons stipulaires — Les stipules sont souvent remplacées par des aiguillons, dont la structure est partout uniforme. Ces organes se composent d'une épaisse zone de sclérenchyme entourée d'un épiderme et limitant une moelle qui se résorbe avec l'âge.

LIMBE

ÉPIDERME

Cellules épidermiques. — *Conformation superficielle.* — Les sculptures de la cuticule sont rares ou fort peu apparentes chez les Euphorbes. C'est à peine si l'on distingue chez quelques espèces une fine striation figurée sans aucune régularité (*E. Preslii*) ou des crêtes peu saillantes, allongées et courant sans ordre non plus, à la surface de l'épiderme (*E. Gerardiana* γ *minor*) ou encore de simples aspérités (*E. spongiosa* Ledeb, *E. Peplis*, *E. prostrata*).

On observe aussi, dans des cas isolés, la présence de cire sur la feuille. Chez l'*E. piscatoria*, par exemple, cette substance se dépose au début sous la forme d'une mince pellicule

interrompue au-dessus des stomates (*fig.* 44) ; puis, de petits bâtonnets se forment sur cet enduit. Ils s'enchevêtrent les uns les autres, tantôt fixés perpendiculairement à la surface, tantôt couchés sur elle. Ces bâtonnets sont surtout abondants, dans les dépressions que porte la cuticule, où ils forment comme de petites houppes (*fig.* 45).

Fig. 44

E. piscatoria Ait. Plaque de cire perforée à l'endroit des stomates. G = 525.

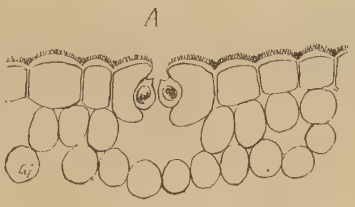


Fig. 45

E. piscatoria Ait. Epiderme inférieur avec ses bâtonnets de cire. *A*, grossi 225 fois ; *B*, grossi 1200 fois.

Les cellules épidermiques sont polygonales, limitées par des membranes assez minces, rectilignes ou sinueuses. Tantôt les parois sont rectilignes sur les deux épidermes (*E. Peplis*, *Preslii*, *Cyparissias*, *amygdaloides*, *exigua*, etc.), tantôt, et c'est là le cas le plus fréquent, elles le sont seulement sur l'épiderme supérieur (*E. Peplus*, *Myrsinites*, *Broteri* (*fig.* 46), *prostrata*, *Chamæsyce*, *Ægyptiaca*, *jacquiniæflora* (*fig.* 47).

Rectilignes ou sinueuses, ces parois, qui ont quelquefois une épaisseur uniforme, sur toute leur étendue (*E. Myrsinites*, *Broteri*, *Paralias*, *piscatoria*, *splendens*, *sarmentosa*, *dendroides*, et les *Anisophyllées*), sont, très souvent aussi, épaissies en chapelet (*E. flavicoma*, *exigua*, *Tenella*, *Gerardiana*, etc.), cet épaississement pouvant porter, soit sur les deux épidermes, soit sur un seul. Chez l'*E. pubescens*, chaque paroi porte à droite et à gauche de petites branches terminées par un renflement (*fig.* 48).

Chez beaucoup d'espèces, la paroi de l'épiderme se renfle en un mamelon, au-dessus de chaque cellule ; la cuticule est sou-

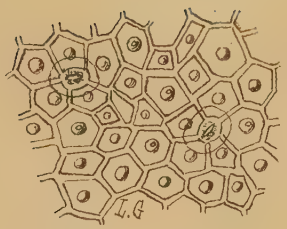


Fig. 46

E. Broteri Daveau. Epiderme. G = 260.

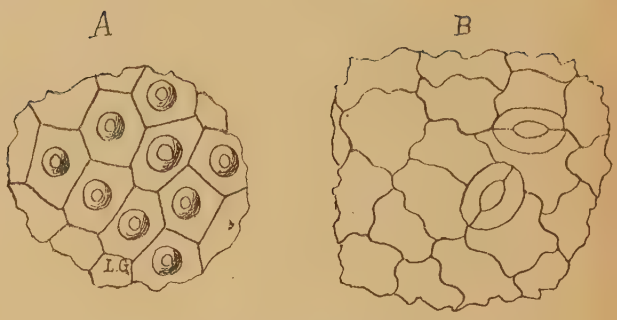


Fig. 47

E. jacquiniæflora Hook. *A*, Epiderme supérieur ; *B*, Epiderme inférieur.

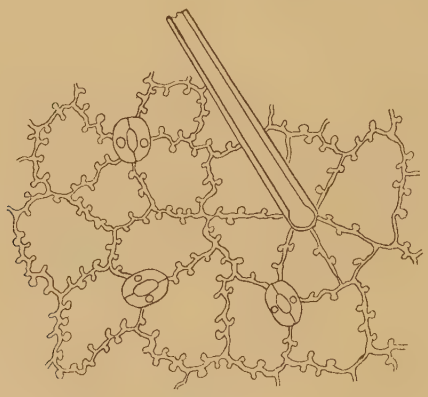


Fig. 48

E. pubescens L. Epiderme inférieur. G. = 450.

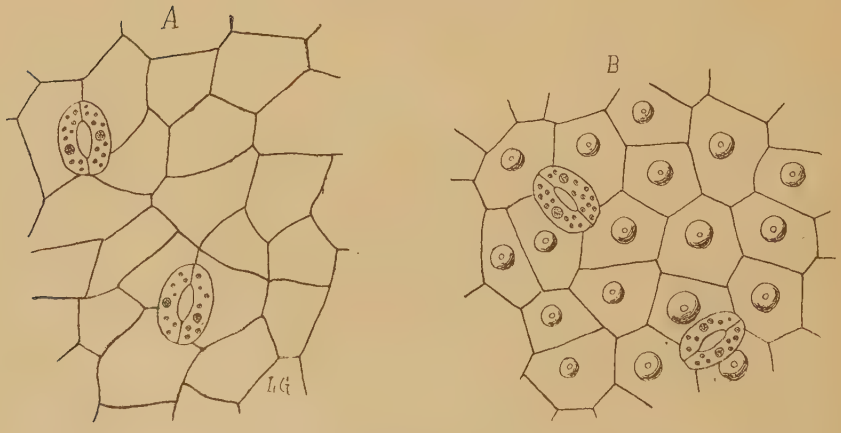


Fig. 49

E. piscatoria Ait. *A*, épiderme inférieur ; *B*, épiderme supérieur. G. = 525.

levée en même temps et recouvre toutes les proéminences ainsi formées. Parfois, chez les *E. Broteri*, *dendroides*, *flavicoma*, par exemple, ces mamelons sont hérissés de petites aspérités ; ailleurs, leur surface est lisse (*E. piscatoria*, *jacquiniæflora*, *nicæensis*). Ces mamelons peuvent, ici encore, exister, soit sur les deux faces de la feuille, comme cela a lieu dans l'*E. Myrsinites* ou l'*E. Broteri* (fig. 46), soit sur une seule. C'est le cas de l'*E. jacquiniæflora* (*fig.* 47) et de l'*E. piscatoria* (*fig.* 49).

Au milieu des cellules de l'*E. palustris*, se voient de petits disques qui, sur l'épiderme supérieur surtout, paraissent remplis de granulations. Cet aspect est dû à des renflements situés, non pas sur la paroi externe, mais sur la paroi interne, sur le plancher de l'épiderme. C'est par transparence à travers la membrane externe qu'on les aperçoit (*fig.* 50).

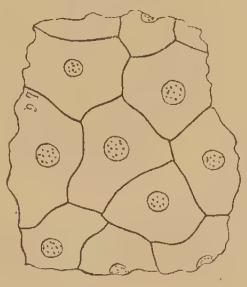


Fig. 50
E. palustris L. Epiderme supérieur. G = 525.

Conformation transversale. — Un caractère assez général, c'est que les cellules de l'épiderme supérieur sont plus grandes que celles de l'épiderme inférieur.

Dans l'*E. Paralias* ou dans l'*E. verticillata*, elles peuvent même l'être trois ou quatre fois plus.

La cuticule est toujours mince, chez les formes palustres. Chez les types xérophiles, elle est, sinon toujours, du moins presque toujours épaissie. On peut constater cet épaississement de la cuticule dans l'*E. Peplis*, des sables maritimes, l'*E. Poggei*, des sables désertiques de l'Afrique occidentale, les *E. Myrsinites*, *Portlandica*, *pinea*, *Broteri* des contrées arides de l'Europe, l'*E. Gerardiana* γ *minor*, qui croît dans le creux des rochers, au sommet du mont Ventoux, etc. Chez cette dernière, l'accroissement de la cuticule est surtout marqué à la face inférieure de la feuille, comme si la plante se modifiait surtout en vue de réagir contre le rayonnement du calcaire.

Mais, pour la feuille comme pour la tige, bien que l'épaississement de la cuticule soit évident dans certains cas, il n'est jamais bien accentué, et le fait qu'on observe encore le mieux ici, c'est l'état avancé de la différenciation de la cuticule.

Avec le développement et la différenciation de la cuticule, marche généralement de pair l'épaississement des membranes radiales et profondes ; c'est ce qu'il est facile de remarquer dans l'*E. Peplis*, l'*E. prostrata*, l'*E. portlandica*, l'*E. pinea*, et chez bien d'autres encore.

Les parois externe et interne sont quelquefois striées radialement (*E. sylvatica*). La paroi interne peut porter de petits renflements, comme cela a déjà été signalé pour l'*E. palustris*. Les parois radiales sont ponctuées presque toujours, ou bien portent des piliers s'étendant sur toute la hauteur de l'épiderme et séparés les uns des autres par autant de sillons (*E. flavicoma*).

Stomates. *Situation superficielle.* — Les stomates sont tantôt distribués sur les deux épidermes (les *Anisophyllées*, *E. Peplis*, *prostrata*, *Chamæsyce*, *Preslii*, *Ægyptiaca*, etc., et beaucoup d'autres espèces : *E. Cyparissias*, *Myrsinites*, *splendens*, *piscatoria*, *pubescens*, *spongiosa*, *flavicoma*, *exigua*, *Tenella*, etc), tantôt seulement sur l'épiderme inférieur (*E. Peplus*, *Paralias*, *dendroides*, *sylvatica*, *palustris*, *jacquiniæflora*, etc.).

Fig. 51
E. Ægyptiaca Boiss. Epiderme inférieur
G = 400

A part quelques exceptions où l'on trouve deux ou trois cellules annexes en forme de croissant, entourant complètement le stomate, ces organes sont isolés au milieu des cellules épidermiques.

Chez les *Anisophyllées*, ils sont tout petits, paraissent à cheval sur la cloison qui sépare deux cellules, tantôt au milieu de cette cloison, tantôt tout à fait à l'extrémité, au sommet d'un des angles aigus que font entre elles les parois (*fig.* 51).

Ailleurs, ils sont beaucoup plus gros et occupent, généralement, toute la longueur de la paroi épidermique (*fig.* 49).

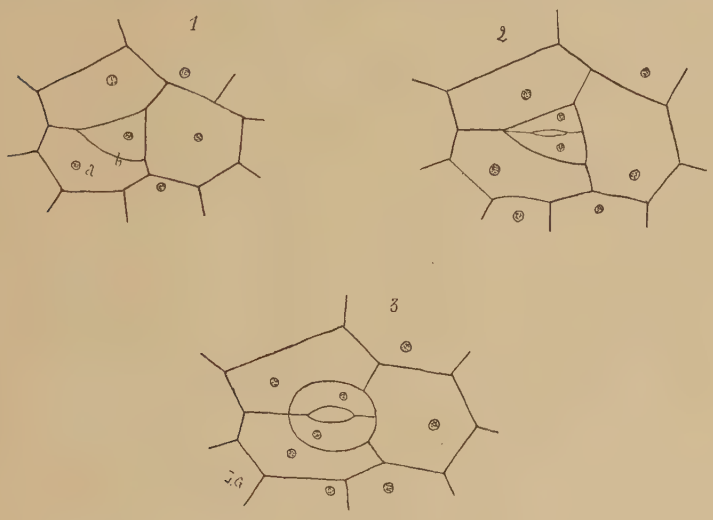


Fig. 52

E. spongiosa Ledeb. Epiderme supérieur. Développement d'un stomate. G = 525

Développement. — Lorsqu'il n'y a pas de cellules annexes, il se forme vers l'un des angles d'une cellule épidermique (*fig.* 52 *a*), une petite cloison *b*, donnant une cellule triangulaire. Cette cellule se dédouble à son tour par une cloison médiane, et les deux moitiés ainsi séparées, qui sont les cellules des stomates, s'arrondissent ensuite, pendant qu'un ostiole s'ouvre entre elles deux. Au cours de ce développement, elles se sont enfoncées au-dessous du niveau de la cuticule ; aussi, sur une coupe transversale, les retrouve-t-on dans la partie profonde de l'épiderme.

Le mode de développement est un peu différent, quand des

cellules annexes doivent prendre naissance. Après que la première cloison (*fig.* 53, I), découpant une cellule triangulaire, s'est formée, il s'en produit une seconde (II), symétrique de la première, et qui délimite une cellule ovale *b*, comprise entre deux cellules allongées et beaucoup plus grandes *a* et *c*. La première est ensuite partagée en deux par une cloison médiane, tandis que les cellules annexes, se courbant en arc, entourent étroitement le stomate.

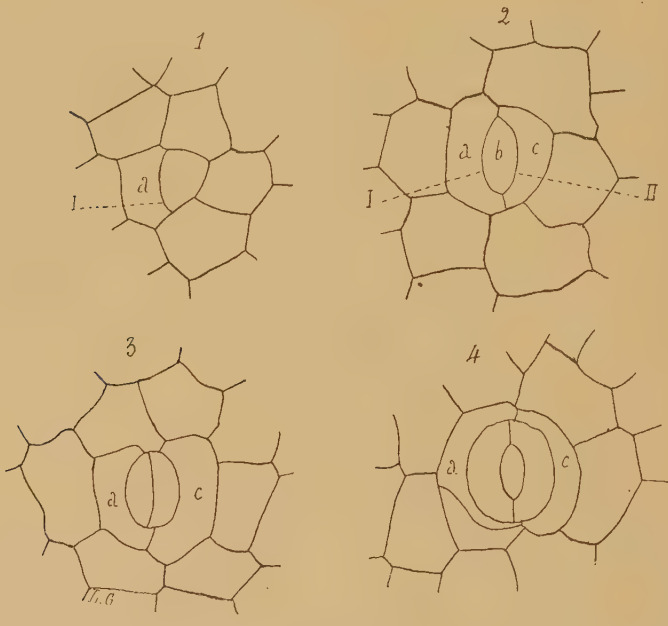


Fig. 53
E. splendens Bojer. Epiderme inférieur. Développement d'un stomate. G = 525

Situation transversale. — Dans les *Anisophyllées*, les stomates se trouvent situés à mi-hauteur de l'épiderme ; chez les autres espèces d'Euphorbes on les trouve presque toujours sous l'épiderme ; quelquefois, cependant, ils peuvent être aussi au milieu de la hauteur ; mais, alors, les cellules qui les entourent immédiatement sont plus grandes que les autres

et proéminent du côté inférieur (*fig.* 54). Ils sont très petits chez les *Anisophyllées*, ainsi que cela a déjà été dit ; leur dimension est plus grande pour les autres sections du genre.

Un caractère à peu près constant, c'est que les cellules stomatiques ne portent pas d'arête inférieure, étant donné la présence constante aussi, d'une grande chambre sous-stomatique. Les arêtes supérieures seules sont représentées par deux proéminences, qui délimitent une petite antichambre.

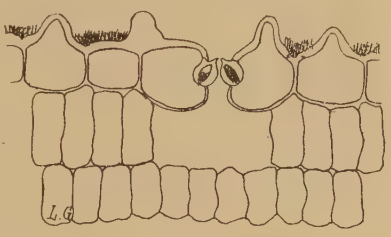


Fig. 54
E. piscatoria Ait. Epiderme supérieur portant des bâtonnets de cire. G = 525.

Toutes ces cellules stomatiques sont ovales ; leur grand axe est dirigé obliquement de bas en haut et de gauche à droite pour l'une d'elles, et de droite à gauche pour l'autre. La paroi est épaissie en haut et en bas (*fig.* 54), et limite une petite cavité cellulaire.

Poils. — Les feuilles sont très fréquemment glabres. Quand elles portent des poils, ils sont allongés, coniques et entièrement recouverts par la cuticule, quelle que soit leur longueur, et répartis sur les deux faces de la feuille. Bien que très longs, ils peuvent être uni-cellulaires (*E. pubescens*, *Characias*, *pilosa*) ; ils sont, ailleurs, bi-cellulaires (*E. sarmentosa*, *Esula*), ou sont formés d'un plus grand nombre de cellules (E. *ægyptiaca*).

La rareté des poils, chez les Euphorbes, indique bien que c'est surtout par l'épaississement et la différenciation avancée de la cuticule, qu'elles se protègent contre une transpiration trop active.

C'est néanmoins dans ce but qu'elles sont parfois munies d'un système pileux, et l'on voit les poils se réduire de plus en plus, non pas en dimension, mais en quantité, quand s'atténuent les conditions de sécheresse. Le fait est très sensible

dans l'*E. pubescens*, qui se développe dans des milieux différant beaucoup par leur degré d'humidité.

Mésophylle

Le tissu en palissade peut se trouver, soit sur la face supérieure, soit sur les deux faces de la feuille.

Il siège seulement du côté supérieur, chez les *Anisophyllées*, dont les feuilles sont étalées à la surface du sol, et dans beaucoup d'autres espèces (*E. verticillata*, *Broteri*, *Lathyris*, *splendens*, *sylvatica*, *Myrsinites*, *flavicoma*, etc. Chez les unes, il forme une seule assise de longues cellules (*E. Lathyris*, *jac-*

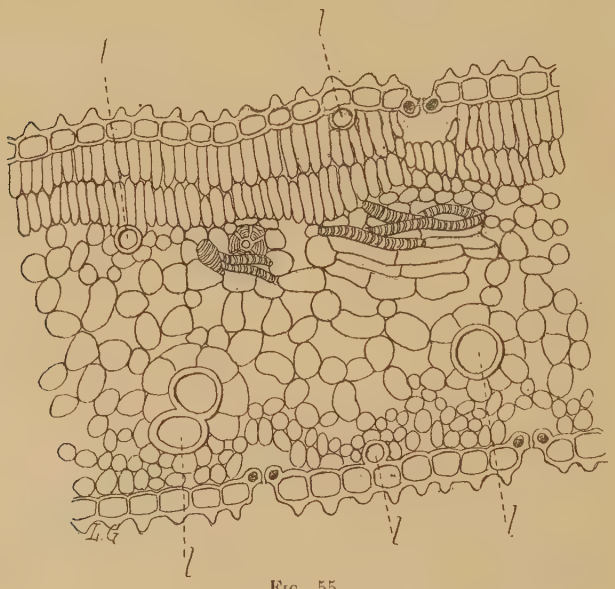


Fig. 55
E. Broteri Daveau. *l*, laticifères. G = 200

quiniæflora, *sylvatica*, etc.), ou de cellules très courtes (*E. spongiosa*) ; chez les autres, il est disposé en deux assises (*E. Characias*, *piscatoria*). On le trouve sur les deux faces de la feuille dans les *E. exigua*, *Tenella*, *Paralias*, par exemple. Les cellu-

les prismatiques, allongées, caractéristiques du tissu en palissade, font défaut chez quelques plantes qui se font remarquer par des feuilles excessivement minces, telles que : *E. Peplus*, *dendroides*, et quelques autres.

Il existe aussi deux types de parenchyme lacuneux, un parenchyme très lâche représenté dans *E. sylvatica*, *Lathyris*, *Myrsinites*, *Broteri* (*fig.* 55), et un parenchyme relativement serré, à petites lacunes, que l'on rencontre chez *E. splendens*, *flavicoma*, *jacquiniæflora*, *spongiosa*, *atropurpurea*, *verticillata*, *Peplis*, *Preslii*, etc.

Il est à remarquer que chez les plantes aquatiques, les lacunes se réduisent à de petits méats que laissent entre elles des cellules arrondies (*E. pubescens*, *palustris* (*fig.* 62).

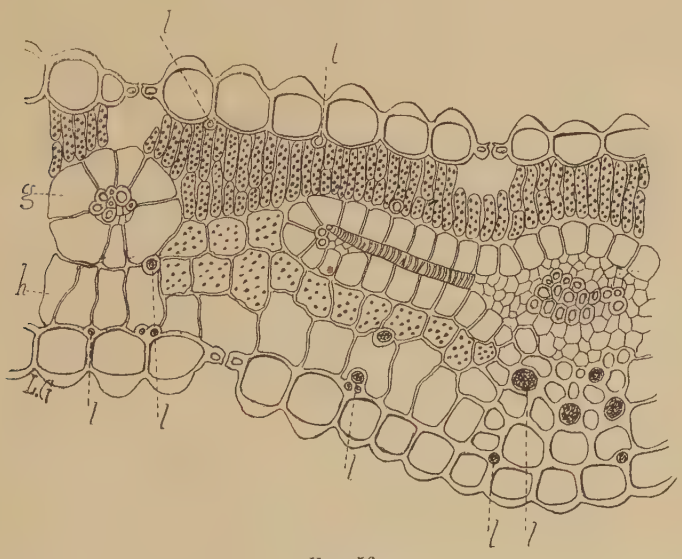


Fig. 56

E. Peplis L. *l*, laticifères ; *g*, gaîne des faisceaux ; *h*, hypoderme. G = 400.

On ne trouve guère d'hypoderme qu'à la face inférieure de la feuille de certaines *Anisophyllées*, où sa présence s'explique par le contact de ces organes avec un sol presque toujours très chaud et très sec. Chez les *E. Peplis* (*fig.* 56), *Preslii*, *Ægyp-*

tiaca, par exemple, cet hypoderme est formé de grandes cellules entièrement dépourvues de chlorophylle et à parois assez minces.

Nervures

La structure de la nervure principale et de ses ramifications est toute différente, selon qu'il s'agit de feuilles minces, à laticifères peu abondants, ou de feuilles épaisses à système sécréteur très riche.

Chez les *Anisophyllées*, la nervure médiane formée de faisceaux accolés et pourvue dans sa moitié supérieure d'un arc parenchymateux à grandes cellules cubiques, à parois très minces, caractérise bien un tissu de réserve. Il entoure complètement les petites nervures, et leur fait une véritable gaîne, qui se présente toujours avec les mêmes caractères, quelle que soit la direction des coupes (*fig.* 56). Si l'on envisage sa position autour des faisceaux libéro-ligneux, ce tissu a la valeur morphologique d'un endoderme fréquemment amylacé, comme on le verra plus loin.

Au-dessus de cette gaîne, sur la nervure médiane, s'étend souvent le parenchyme en palissade ; au-dessous, on trouve deux ou trois assises de collenchyme.

Partout ailleurs que chez les *Anisophyllées*, la gaîne régulière de parenchyme fait défaut. Les nervures principales sont entourées d'un tissu parenchymateux diffus, bien développé, dans les feuilles minces, mais qui s'atténue beaucoup et peut même s'annuler presque complètement chez les feuilles un peu charnues.

Cette particularité a déjà été signalée par Haberlandt (1)

---

(1) Haberlandt, *Zur physiologischen Anatomie der milchrôhren* (sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der wissenchaften. L. XXXVII. Band I, Abteilung I *bis*, Heft V, 1883, p. 51-68, 2 pl.).

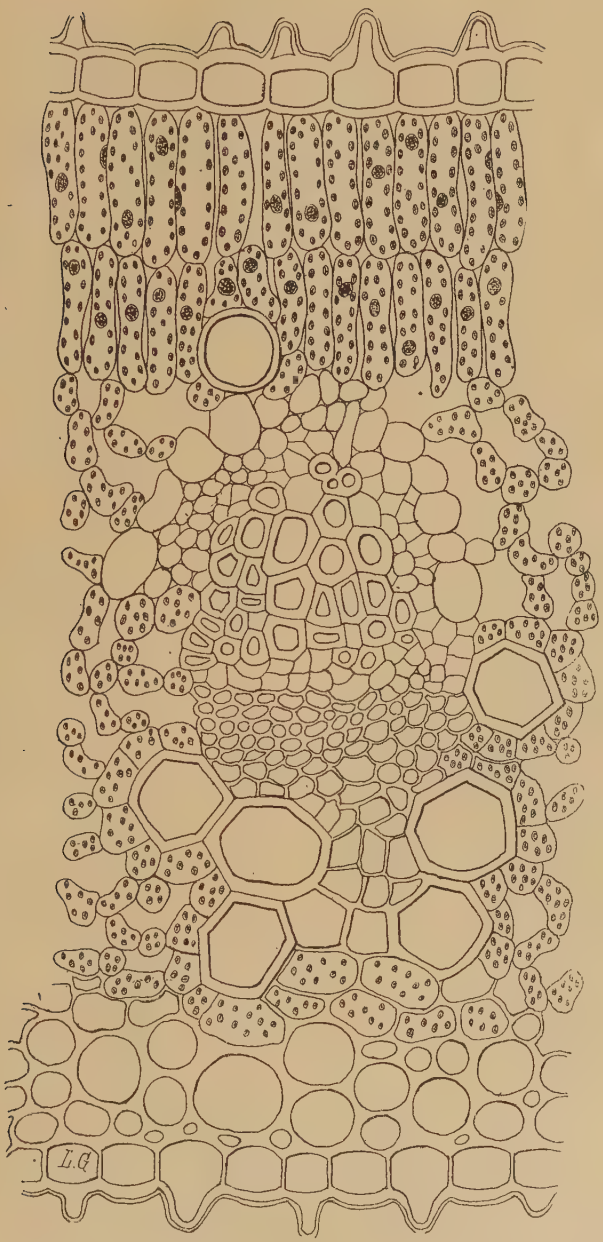


Fig. 57.

E. Broteri Daveau. Une nervure principale. G = 500.

dans l'*E. Myrsinites*, et j'ai pu la constater dans plusieurs autres espèces telles que l'*E. Broteri*, l'*E. segetalis*, l'*E. Characias*.

Dans l'*E. Broteri*, par exemple (*fig.* 57), le massif libéro-ligneux est en contact, sur les côtés, avec le tissu lacuneux dont il n'est guère séparé que par une assise de cellules qui encore n'existe pas toujours. Au-dessus, il est surmonté du parenchyme en palissade ; au-dessous, il s'adosse également contre un tissu chlorophyllien entremêlé de gros laticifères.

Le système sécréteur, richement développé, se trouve donc aux lieu et place de la gaîne de réserve des faisceaux, et paraît la suppléer dans sa fonction physiologique. La fonction de réserve nutritive s'est même annulée complètement, puisque les quelques cellules qui représentent la gaîne très réduite se sont chargées de chlorophylle et sont devenues assimilatrices.

Les arcs fibreux qui accompagnent les faisceaux foliaires, sur tout leur parcours, dans l'écorce de la tige, font totale-

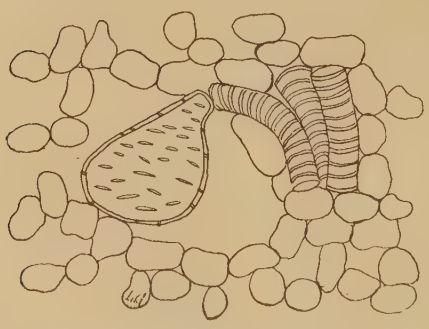


Fig. 58
E. Broteri Daveau. Réservoir vasiforme. G = 525.

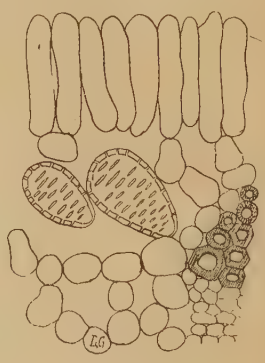


Fig. 59
E. Broteri Daveau. Réservoirs vasiformes à côté d'une nervure. G = 525.

ment défaut dans la feuille. En revanche, les nervures principales sont fréquemment consolidées par du collenchyme situé, soit d'un seul côté de la feuille, soit des deux côtés de la feuille.

Chez quelques formes xérophiles (*E. Broteri. Myrsinites, splendens*) les vaisseaux forment des ampoules en forme d'outre,

à leurs extrémités, et qui paraissent articulées sur le vaisseau d'où elles dérivent. Ces « réservoirs vasiformes » sont creusés de nombreuses ponctuations, toujours isolés au milieu d'une grande lacune du tissu chlorophyllien (*fig.* 58 et 59), remplis d'eau et paraissent être destinés à la mise en réserve de ce liquide. Haberlandt (1) les a déjà signalés dans l'*E. Myrsinites*.

Contenu cellulaire. — En outre de la chlorophylle et de l'amidon, le mésophylle peut renfermer du tannin que le chlorure ferrique colore en brun violet et le bichromate de potasse en rouge. Il contient aussi un corps résineux coloré en rose par l'Orcanette et en vert clair par l'acétate de cuivre. Les *E. prostrata*, *Preslii*, *Ægyptiaca*, *Lathyris*, *Myrsinites*, *dendroides*, *palustris*, etc., ont donné ces réactions avec beaucoup de netteté. Mais ce n'est pas seulement dans les cellules à chlorophylle qu'on trouve ces substances. On les observe, ainsi que l'amidon, dans la gaîne parenchymateuse des *Anisophyllées*. L'amidon s'y trouve parfois seul, comme j'ai pu le constater dans l'*E. Peplis*, l'*E. Ægyptiaca ;* souvent aussi il est accompagné de résine et de tannin, dans *E. prostrata*, *Preslii*, par exemple ; dans tous les cas, c'est vers le côté interne de l'assise cellulaire que ces substances sont condensées, ainsi que le représente la *fig.* 60.

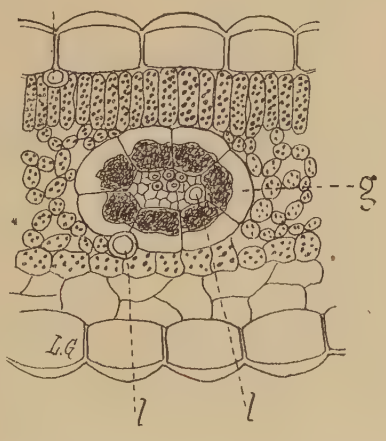


Fig. 60

E. Chamæsyce L. *l*, laticifères ; *g*, gaîne de parenchyme entourant une nervure. G = 260.

(1) Haberlandt, *Loc. cit.*, p. 69.

Le tannin se rencontre encore quelquefois dans les laticifères, à côté de la résine (*E. palustris*, *dendroides*).

On observe parfois dans la gaine endodermique des nervures des *Anisophyllées*, une matière probablement amylacée, en solution, se colorant en rose lilas par l'iode. C'est surtout dans l'*E. Chamæsyce* que j'ai pu facilement caractériser cette substance qui représente, selon toute probabilité, un état transitoire de l'amidon.

Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que c'est dans les mêmes cellules qu'on rencontre, chez d'autres feuilles de la même espèce ou d'espèces différentes, l'amidon condensé en grains nombreux. Des substances analogues ont déjà été rencontrées quelquefois, chez les végétaux, et, en particulier, dans les champignons et les Algues floridées. Dans une étude qu'il a faite à ce sujet sur les champignons, M. Errera (1) leur donne le nom de *Glycogène transitoire*. M. Belzung (2) a signalé une formation semblable dans l'ergot de seigle et, dans une note postérieure (3), il donne une classification de ces divers produits de la cellule. Ils ont été plus rarement rencontrés chez les Phanérogames. On les a écrits notamment dans les cotylédons en voie de formation (4) et, tout récemment, dans les tubes criblés du *Cuscuta japonica* (5).

Comme substance minérale, on n'observe guère dans la feuille que le malophosphate de calcium, qui se présente en sphéroïdes, avec tous les caractères indiqués plus haut chez

---

(1) Errera, *Les réserves hydrocarbonées des champignons* (C. R., 3 août 1889).

(2) E. Belzung, *Recherches sur l'ergot de seigle* (*Ann. sc. nat.*, 1887).

(3) — *Remarques rétrospectives sur les corps bleuissants et leur classification* (*J. de Bot.*, 1892).

(4) E. Belzung, *Loc. cit.*

(5) Marcel Mirande, *Sur les laticifères et les tubes criblés des cuscutes monogynées* (*J. de Bot.*, n° 6, 1898).

l'*E. exigua* par exemple, ou encore dans les petites feuilles charnues, naissant temporairement sur les Euphorbes cactiformes.

Laticifères. — Nous avons fait remarquer déjà que le développement du système laticifère était en corrélation assez étroite avec l'étendue du parenchyme entourant les nervures, et que c'est surtout dans les feuilles épaisses, que l'appareil sécréteur est richement représenté.

Quant à son mode de répartition dans les tissus foliaires, il est constant dans tout le genre.

Les laticifères émanés du pétiole se répandent sous les deux épidermes, où ils forment un lacis inextricable (*fig.* 61) et dans tout le parenchyme de la feuille. Leurs rapports avec les divers tissus qui constituent la feuille, ont été décrits par Haberlandt (1) dans *E. bi glandulosa, Myrsinites, palustris et Lathyris*. J'ai étendu cette étude à la plupart des espèces déjà citées dans ce travail.

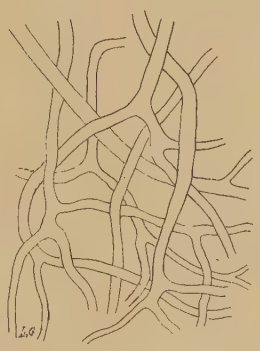


Fig. 61

E. dendroides L. Course des laticifères sous l'épiderme de la feuille. G = 350.

Sous les épidermes, les laticifères se montrent presque toujours entre les cellules épidermiques, logés pour ainsi dire, dans l'angle formé par deux membranes internes (*fig.* 62). Souvent isolés, ils peuvent se grouper par deux ou trois (*fig.* 56). Les cellules à chlorophylle prennent contact avec eux et se recourbent fréquemment, vers le tube à latex, pour augmenter leur surface de contact avec lui.

Fig. 62

E. pinea L. Région inférieure de la feuille. *l*, laticifères. G = 525.

(1) Haberlandt, *loc. cit.*

S'il se trouve une lacune au-dessous des cellules en palissade, elles paraissent alors suspendues au laticifère.

Les rameaux de l'appareil sécréteur sont répandus dans tout le mésophylle. Sous l'assise en palissade, on les voit tantôt coupés transversalement, et l'on observe ici encore la courbure des cellules à chlorophylle (*fig.* 63), tantôt ils courent au bord de cette assise, touchant à un certain nombre de ses éléments ; tantôt enfin ils s'insinuent entre deux cellules, pour remonter jusque vers l'épiderme.

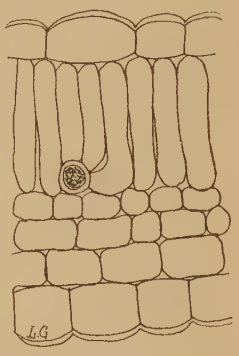


Fig. 63.
E. palustris L. G = 525

Leurs bâtonnets d'amidon caractéristiques trahissent souvent leur présence, et il n'est pas rare de trouver, contre des cellules à grains d'amidon arrondis, des laticifères remplis de ces bâtonnets (*fig.* 64).

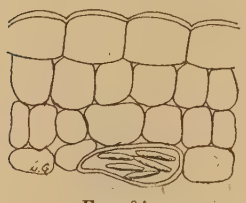


Fig. 64
E. dendroides L. On aperçoit un laticifère sectionné obliquement, renfermant des bâtonnets d'amidon et en contact avec des cellules du parenchyme chlorophyllien. G = 525.

Dans le parenchyme lacuneux, ils sont toujours étroitement entourés par un anneau de cellules à chlorophylle (*fig.* 55 et 62).

Les plus gros troncs laticifères s'observent sous les nervures principales, où ils entraînent quelquefois, lorsqu'ils sont nombreux et de grand diamètre, une réduction du parenchyme de réserve.

Quand les feuilles possèdent une gaîne régulière autour de leurs nervures, comme cela a lieu dans la section *Anisophyllum*, ces cellules sont en contact avec de nombreux rameaux, qui sont répartis sur le bord externe de la gaîne, aussi bien que du côté interne et, dans ce dernier cas, ils se trouvent aussi bien contre le bois que contre le liber.

RÉSUMÉ

Caractères taxinomiques généraux.— On vient de voir que les *Anisophyllées* se différencient nettement des autres Euphorbes par les caractères anatomiques de la feuille, et surtout, par la présence d'une gaîne régulière, véritable tissu de réserve formé d'une seule assise de cellules.

Les autres parties de la feuille varient moins, chez les divers représentants du genre.

Les épidermes ont une cuticule peu ou pas sculptée à sa surface; leurs parois cellulaires, quand on les examine superficiellement, sont le plus souvent rectilignes sur le côté supérieur de la feuille, sinueuses sur la face inférieure, très fréquemment épaissies en forme de chapelet.

Dans un assez grand nombre d'espèces, la paroi externe proémine en formant une sorte de mamelon. Les stomates sont indifféremment répartis sur les deux faces de la feuille, sans que ce mode de répartition soit en relation avec la structure du mésophylle.

Ils sont très petits dans les *Anisophyllées*, dépourvus de cellules annexes et enfoncés à mi-hauteur de l'épiderme.

Beaucoup plus gros, chez les autres Euphorbes, ils sont en même temps, presque toujours, situés au dessous du niveau de la membrane épidermique inférieure. Les stomates sont partout dépourvus d'arêtes inférieures et, par conséquent, d'arrière-chambre ; mais, en revanche, la chambre sous-stomatique est grande.

Tous les types du mésophylle sont représentés dans le g. *Euphorbia*. Le tissu en palissade peut être bifacial ou siéger seulement sur la face supérieure, et lorsque la feuille est trop mince, les éléments typiques de ce tissu font totalement défaut.

Les nervures principales sont formées de faisceaux généralement soudés en un seul arc. Les nervures saillantes à la surface manquent dans les feuilles rudimentaires des Euphorbes cactiformes, où les faisceaux très distants les uns des autres sont enfoncés dans l'épaisseur du parenchyme.

Chez les *Anisophyllées*, toutes les nervures, même les ramifications les plus grêles, sont entourées par une assise de grandes cellules cubiques, ayant la valeur morphologique d'un endoderme, et constituant ainsi un parenchyme de réserve, dans lequel on peut trouver des grains d'amidon, une matière amylacée soluble, du tannin, un corps résineux. Ces substances sont quelquefois réunies dans une même cellule.

Chez les autres espèces du g. *Euphorbia*, cette gaîne fait constamment défaut. Les dernières ramifications des nervures sont généralement en contact avec les cellules du mésophylle.

Quant à la structure des nervures principales, deux cas peuvent se présenter : ou bien la feuille est mince, le système laticifère peu développé, ce qui arrive fréquemment, et les faisceaux sont entourés d'un parenchyme à petits éléments, disposés les uns par rapport aux autres, sans aucune régularité ; ou bien, comme cela se voit chez quelques espèces moins nombreuses, la feuille est épaisse et munie de gros laticifères, qui abondent surtout au-dessous de l'arc libéro-ligneux. Dans ce cas, la gaîne de parenchyme fait à peu près totalement défaut autour des faisceaux, qui se trouvent, dès lors, au contact immédiat des laticifères et du tissu lacuneux.

Chez un grand nombre d'Euphorbes, les nervures sont munies de cellules en palissade sur la face supérieure ; elles sont aussi pourvues assez fréquemment de collenchyme sur les deux faces ; mais ce tissu est toujours très réduit.

Comme contenu cellulaire, le mésophylle contient, à côté de grains d'amidon, du tannin et de la résine.

Les laticifères sont répandus sous les deux épidermes et

dans tout le parenchyme foliacé. Leurs grosses branches sont situées au-dessous des nervures principales, et un certain nombre de leurs ramifications accompagnent souvent dans leur parcours, à travers le mésophylle, les petits faisceaux libéro-ligneux ; d'autres rameaux courent à travers le tissu chlorophyllien, et se mettent en relation étroite avec ses cellules.

Chez les *Anisophyllées*, on constate toujours, contre la gaîne des faisceaux, un certain nombre de tubes à latex.

Caractères spécifiques. — Toutes les espèces se distinguent d'abord à l'aide des caractères de l'épiderme. La forme des cellules épidermiques examinées en surface, la présence de mamelons, de stomates, tantôt sur les deux faces de la feuille, tantôt seulement sur la face inférieure, la forme et la grandeur de ces stomates, leur situation plus ou moins profonde au sein de l'épiderme, la présence et la structure des poils, sont autant de faits fort variables d'une espèce à l'autre.

A toutes ces particularités viennent se joindre celles tirées de la structure du mésophylle, qui peut être pourvu de tissu en palissade, sur les deux faces ou sur une seule, et qui possède un parenchyme lacuneux à différents degrés ; viennent s'y joindre aussi, les caractères fournis par la constitution des nervures, dont les amas libéro-ligneux varient sensiblement de forme, dont la gaîne parenchymateuse est plus ou moins développée.

Dans quelques cas, l'étude des laticifères, leurs dimensions fournissent aussi d'utiles indications.

Caractères épharmoniques. — Chez les formes xérophiles, la transpiration est ralentie presque exclusivement par les modifications de la cuticule, rarement par la production de poils. Ces modifications consistent, non pas tant dans l'épaississement de la membrane cuticulaire, que dans une sorte de condensation de la cutine dans cette dernière.

Quand il existe des poils, leur développement est plus ou moins considérable selon que la sécheresse du milieu est plus ou moins grande. Ces variations portent sur l'abondance des poils, beaucoup plus que sur leur longueur, qui est à peu près constante dans une même espèce.

L'épaississement des parois radiales et profondes de l'épiderme s'ajoute généralement à la transformation de la cuticule, dans le but de la conservation de l'eau de végétation.

Chez beaucoup de formes rampantes, où la face inférieure de la feuille est en contact avec un sol dont le rayonnement est parfois très grand, il se produit, dans le même but, un hypoderme du côté inférieur de l'organe.

Enfin, dans un certain nombre d'espèces, les feuilles s'assurent une réserve d'eau, par la production de réservoirs vasiformes, formés aux dépens de l'extrémité des vaisseaux. Le tissu en palissade ne siège jamais qu'à la face supérieure, chez les plantes rampantes, et cela en raison même de la situation des feuilles.

Les feuilles des types aquatiques ou de lieux humides se distinguent par l'absence des caractères qui viennent d'être énumérés, pour les formes xérophiles.

CONCLUSIONS

Mes observations sur la structure anatomique du genre *Euphorbia*, qui ont porté sur tous les organes végétatifs de plus de 110 espèces ou formes, de provenances et de stations diverses, me permettent de formuler les conclusions suivantes :

1° Il existe une série de caractères anatomiques aussi constants dans le genre *Euphorbia*, que le sont les caractères morphologiques tirés de l'organisation florale. Ces caractères peuvent se résumer ainsi : *Epiderme toujours simple avec stomates situés au-dessous du niveau de la cuticule, dépourvus d'arêtes internes et d'arrière-chambre, mais, en revanche, situés toujours au-dessus d'une grande chambre sous-stomatique. Poils coniques, unicellulaires ou unisériés. Concrétions cristallines d'oxalate de calcium généralement absentes des parenchymes, et fréquemment remplacées par des cristaux prismatiques de malate neutre de calcium ou des sphéroïdes de malophosphate de calcium. Présence d'un système laticifère dans tous les organes végétatifs.*

Dans la tige, il se produit d'une façon constante des formations libéro-ligneuses secondaires, disposées presque toujours en un anneau continu. Contre leurs faisceaux principaux, sont adossés des faisceaux de fibres scléreuses péricycliques. Le liber toujours très réduit est dépourvu d'éléments scléreux.

Quand il y a des formations secondaires externes, elles prennent leur origine dans l'épiderme, ou dans les deux ou trois assises sous-épidermiques.

Les Euphorbes de la section *Anisophyllum* se distinguent des autres par leurs *feuilles toujours opposées, asymétriques à la base, munies de stomates d'une petitesse extrême et sans cellules annexes, et d'une gaîne formée par une assise de cellules régulières, entourant tous les faisceaux foliaires.*

De cette conclusion découle la suivante :

2° Etant donné les différences très marquées entre les *Anisophyllées* et les autres espèces du genre *Euphorbia*, je propose de réunir les premières en un sous-genre : Anisophyllum.

Hawort, en se basant seulement sur les caractères morphologiques, avait déjà adopté ce groupe comme genre. Je n'ai pas cru devoir faire de même, à cause de la grande homogénéité qui règne, au point de vue de l'organisation florale, dans tout le genre *Euphorbia*.

Dans la nouvelle classification que je propose, le sous-genre Anisophyllum est à opposer au sous-genre Euphorbia s. str., qui réunit les espèces des cinq autres sections déjà admises, comme l'indique le tableau suivant :

Genre EUPHORBIA L.

Sous-genre I. — ANISOPHYLLUM

Feuilles toujours opposées, asymétriques à la base. Stomates très petits, sans cellules annexes. Présence d'une gaîne formée d'une assise de cellules régulières, autour des faisceaux foliaires.

Sous-genre II. — EUPHORBIA s. str.

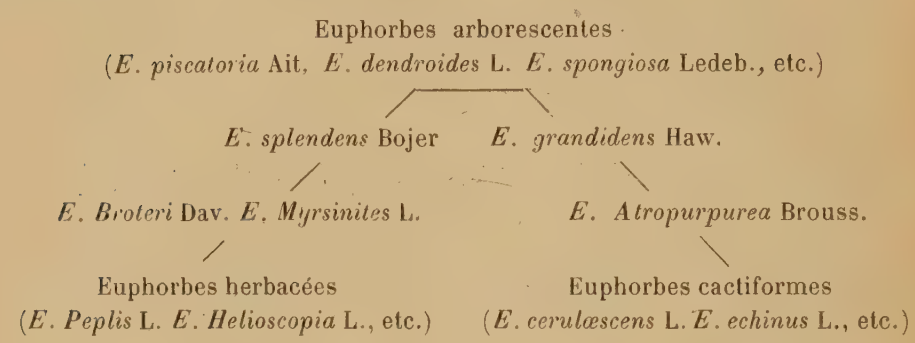
Feuilles alternes ou les supérieures seulement, opposées et toujours symétriques. Stomates grands, ordinairement dépourvus de cellules annexes, mais pouvant parfois en posséder. Pas de gaîne régulière autour des faisceaux des feuilles.

Section I *Adenopetalum.* Benth.
Section II *Poinsettia.* Graam.
Section III *Eremophyton.* Benth.
Section IV *Euphorbium.* Benth.
Section V *Tithymalus.* Scop.

3° Le climat humide et chaud des régions tropicales est le milieu le plus favorable au développement des Euphorbes. C'est, en effet, sous les tropiques que les formes arborescentes sont les plus nombreuses, tandis que les types herbacés sont répandus dans la zone tempérée, et que les espèces cactiformes sont toutes du désert. L'étude anatomique de ces diverses formes, la grande homogénéité qu'elle m'a montrée, me donnent toute apparence de raison pour penser que, des espèces arborescentes, les plus évoluées, ont dérivé, d'une part, les espèces des régions tempérées, arrêtées dans leur développement et réduites à des formes herbacées, d'autre part, les types cactiformes de climats arides et chauds, modifiés dans une voie différente.

Plusieurs types de transition marquent d'ailleurs les pas-

sages des premières formes dans les autres, ainsi que le montre le schéma ci-dessous :



4° Les Euphorbes montrent la plus grande malléabilité, suivant les conditions de vie où elles se trouvent ; et cette facilité avec laquelle elles réagissent vis-à-vis du milieu explique, en même temps que leur grande dissémination sur tous les points du globe, le nombre considérable de leurs variétés.

Les divers caractères épharmoniques qu'elles présentent ont été indiqués au cours de ce travail.

Vu et permis d'imprimer
Montpellier, le 13 juillet 1898.
Le Recteur,
Gaston BIZOS.

Vu :
Montpellier, le 12 juillet 1898
Le Directeur,
F. JEANJEAN.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Morphologie et Systématique

1694 Pitton de Tournefort. — *Eléments de Botanique.*

1764 Linné. — *Genera plantarum.*

1772 Adanson. — *Fam. des Plantes.*

1786-1817 Lamarck. — *Encyclopédie méthodique.*

1789 De Jussieu (A.-L.) — *Genera plantarum.*

1814 Rob. Brown. — *Gener. Rem., Misc. Works* (éd. Benn.)

1815 Mirbel dit Brisseau. — *Eléments de Botanique.*

1823 Adr. de Jussieu. — *Mém. Mus. hist. Nat.*, Paris, vol. X.

1824 — *De Euphorbiacearum generibus*, etc., Paris.

— Rœper. — *Enumeratio Euphorbiarum.* (Göttingen).

1843 Wydler. — In *Linnœa* XVII.

— Mohl (H.) — *Recherches sur la structure et la forme des grains de pollen.* (Annales Sc. Nat. sér. 2, t. III).

1845 Wydler. — In *Flora.*

1851 — —

1855 Grenier et Godron. — *Flore de France*, t. III.

1857 Payer. — *Traité d'Organogénie comparée de la fleur.*

1858 Baillon. — *Etude générale du groupe des Euphorbiacées.* (Thèse, Paris).

1861 Planchon (J.-E.) — *La vraie nature de la fleur des Euphorbes expliquée par un nouveau genre d'Euphorbiacées* (Calycopeplus). Bulletin soc. bot. T. VIII.

1862 Boissier. — In De Candolle. *Prodromus*, t. XV.

1865 Wydler. — In *Berner Mitth.*

1870 Warming. — In *Flora.*

1871 Warming. — *Er Koppen hos Vortemaelken Dissertation.* (Copenhagen. Résumé français dans *Adansonia* de Baillon, t. X.

— Van Tieghem. — *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur.*

1872 Hieronymus. — *In* Bot. Zeit, n° 11-13.

— Muller d'Arg. — In *Flora.*

— Warming. — *Forgenings forhold hos Fanerogamerne.*

— Celakowski. — In *Flora.*

1873 Warming. — *Ueber pollenbildende Phyllome unde Caulome* in Hanstein's botan. Abhandl. II, Bd.

1873 Petersen. — In Kopenhagener Bot Tidsskrift., p. 157. avec résumé français.

1874 Baillon. — *Histoire des Plantes.* t. V.

1877 Wydler. — In Pringsheim's Jahrb. vol. XI, Heft. 3.

1878 Eichler. — *Bluthendiagramme,* t. II.

1891 Van Tieghem. — *Traité de Botanique,* t. II.

1896 Pax. — In Engler et Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien,* III Teil. 5 Abteilung.

— Flahault. — Cours de Botanique. *Morphologie florale.*

Anatomie

1856 Schacht. — *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewachse* Berlin, 1856-59, t. I.

1857 Trécul. — *Relation entre les laticifères et les vaisseaux du bois.* (C. R. Ac. Sc.)

1864 Hanstein. — *Die Milchsaftegefasse und die Verwandten organe der Rinde,* Berlin.

— Dippel. — *Entschung der Milchsaftegefasse und deren Stellung in der Geffassbundel System. der milchroren der Gewachse.* Rötterdam.

1865 Trécul. — *Rapport des vaisseaux du latex avec le système fibro-vasculaire. Ouverture entre les laticifères et les fibres ligneuses ou les vaisseaux.* (C. R. Ac. Sc.)

— — *Sur les laticifères et les fibres du liber, ramifiées dans les Euphorbes.* (C. R. Ac. Sc.)

1871 Duval-Jouve. — *Des comparaisons histotaxiques et de leur importance dans l'étude critique des espèces végétales,* Paris.

1876 Gelesnow (N.) — *Recherches sur la quantité et la répartition de l'eau dans les plantes ligneuses.* (Ann. Sc. Nat. 6e sér. III).

— Vesque. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure du bois.* (idem).

— Bœhm. — *De la cause du mouvement de l'eau dans les plantes.* (Ann. Sc. Nat. 6e sér. XII).

1877 Schmalhausen. — *Beitrage zur Kenntniss der Milchsaft. behalter der Pflanzen* (Mém. de l'Ac. imp. de Saint-Pétersbourg, 7e série, t. XXIV, n° 2.

— De Bary. — *Vergleichende anatomie der vegetations organe.* Leipzig.

1880 De Candolle. — *La Phytographie.*

1881 Vesque. — *Anatomie des tissus appliquée à la classification* (Nouv. Arch. des Mus., 2e série, t. IV.

1882 — *L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée* (Ann. sc. nat. 6e série, t. XIII).

— Schullerus. — *Die physiologische Bedentung der Milchsaftes von* Euphorbia Lathyris (Verhandlungen der botanischen vereins für die provinz der Brandenburg, t. XXIV).

1883 Haberlandt. — *Zur physiologischen Anatomie der milchröhren* (Sitzungsberichte der Kaiserlicher Ak. d. wiss. L. XXXVII, Band I, abteilung I *bis*, Heft v.).

1884 Vesque. — *Contribution à l'Anatomie systématique* (Nouv. Arch. du Mus., 6e série, t. XV.

— Vuillemin. — *De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées.* Paris.

— F. Pax. — *Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum system derselben* (Engler's Jahrb. IV heft.).

1885 Richter. — *Die botanische systematik and ihr Verhaltniss zur Anatomie and physiologie der Pflanzen,* in 8, de 172 p, Vienne (G. P. Faesy).

1887 E. Belzung. — *Recherches sur l'ergot de seigle* (Ann. Sc. Nat.).

1888 Radlkofer. — *Ueber die methoden in der bot. systematik unsbesondere die anatomische methode* (Sitzungsb, d. K. Akad. d. viss. zu München). In-8° de 64 p.

1888 Hansen. — *Ueber spharokrystalle* (Abeiten der bot. Inst. zu Würsburg, t. III).

— Leitgeb. — *Ueber spharite* (Mittheilungen aus der botanischen Inst. zu Graz. Heft 2).

1889 L. Errera. — *Les réserves hydrocarbonées des champignons* (C. R. Ac. Sc.).

1891 G. Chauveaud. — *Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Appocynées et Asclépiadées.* Paris.

1892 S. Schwendener. — *Die Schutzscheiden und ihre verstarkungen* (Aus den Abhandlungen der Königl. Akad. d. wiss. zu Berlin. av. 5 pl.). Traduction française de M. Courchet dans la *Revue scientifique.*

— E. Belzung. — *Remarques rétrospectives sur les corps bleuissants et leur classification* (J. de Bot.).

1893 Belzung. — *Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes* (J. de Bot., t. VII).

1898 Marcel Mirande. — *Contribution à l'étude du Malate de calcium et du malophosphate de calcium dans les végétaux* (J. de Bot. t. XII, nos 1, 2, 3, 4).

— — — *Sur les laticifères et les tubes criblés des cuscutes monogynées* (J. de Bot., n° 6).

— Van Tieghem. — *Sur le genre* Simmondsia (J. de Bot., n° 7).

MONTPELLIER. — IMPRIMERIE GUSTAVE FIRMIN ET MONTANE.